CYTOLOGISCHE STUDIEN ÜBER DIE GESCHLECHTSBESTIMMUNG BEI DER HONIGBIENE (APIS MELLIFICA L.)

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
II. SEKTION
DER LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT
ZU MÜNCHEN

VORGELEGT VON

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

HANS NACHTSHEIM
AUS KOBLENZ AM RHEIN

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1913

Sonderabdruck aus: »Archiv für Zellforschung«, XI. Bd., Heft 2.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung: Geschichtlicher Überblick 170
II. Spezieller Teil:
1. Material und Methoden 181
2. Eireifung und Befruchtung 184
a) Erste Reifungsteilung 184
b) Zweite Reifungsteilung und Teilung des ersten Richtungskörpers . 187
c) Die Umwandlung der Spermatozoen in männliche Vorkerne und die Kopulation der Pronuclei im Arbeiterinnenei 189
d) Physiologische Polyspermie bei der Honigbiene 191
e) Dauer der Eireifung 193
3. Das Schicksal der Richtungskörper 194
4. Furchung und Blastodermbildung 199
a) Die Chromosomenzahl in den Furchungsspindeln der unbefruchteten und der befruchteten Eier 199
b) Kern- und Zellgröße in den befruchteten und den unbefruchteten Eiern 200
c) Centrosomen- und Centriolenfrage 203
d) Die Teilung eines Furchungskernes 204
e) Das Verhalten der Dotterzellen 206
f) Die Chromosomenzahl in den Blastodermspindeln der unbefruchteten und der befruchteten Eier 207
5. Die Spermatocytenteilungen 208
6. Die Ovogonienteilungen und die Differenzierung der Keimzellen . . . 210
III. Allgemeiner Teil:
1. Chromosomenzahlen 212
2. Parthenogenese und Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren . . 220
IV. Schluß: Zusammenfassung der Resultate 227
V. Nachschrift 231
VI. Literaturverzeichnis 233
VII. Tafelerklärungen 239

Einleitung.

Geschichtlicher Überblick.

In den Diskussionen über das in den letzten Jahren so sehr in den Vordergrund des Interesses getretene Problem der Geschlechtsbestimmung haben die Fortpflanzungsverhältnisse der Honigbiene immer eine besondere Rolle gespielt. Nach der Dzierzonschen Theorie entwickeln sich alle unbefruchteten Eier zu männlichen Tieren, zu Drohnen, während die Königinnen und Arbeiterinnen aus befruchteten Eiern ihren Ursprung nehmen. Die Dzierzonsche Theorie schien keinen Zweifel über den Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene zu lassen; es gibt, hieß es, nur eine Sorte von Eiern, und von dem Ausbleiben oder Stattfinden der Befruchtung hängt es ab, ob sich dieses oder jenes Geschlecht aus dem Ei entwickeln wird. Die Honigbiene war gewissermaßen das Schulbeispiel syngamer Geschlechtsbestimmung. Aber wie groß auch die Zahl der Beobachtungen war, welche für die Richtigkeit der Dzierzonschen Theorie sprachen, es hat ihr zu keiner Zeit an Gegnern, sowohl unter den Forschern als auch unter den Bienenzüchtern, gefehlt, ja häufig genug schien es, als ob tatsächlich ein Beweis für die Unrichtigkeit der Theorie erbracht sei. Schon allein diese Tatsache zeigt zur Genüge, daß die Verhältnisse durchaus nicht so einfach liegen, wie gerade die ersten Verfechter der Dzierzonschen Theorie vielfach anzunehmen geneigt waren. Allerdings muß man auf der andern Seite auch wieder hervorheben, daß die Beobachtungen und Angaben von Männern wie Dzierzon, von Berlepsch, von Siebold und Leuckart, was ihre Exaktheit und ihren wissenschaftlichen Wert anbetrifft, hoch über denen zahlreicher Gegner stehen. Diese ließen nur zu häufig ihrer Phantasie sehr die Zügel schießen, und zwar nicht nur Bienenzüchter, denen meist die nötige Vorbildung fehlt, um wirklich einwandfreie Experimente und exakte Beobachtungen machen zu können, sondern selbst Gelehrte, die ohne eine genaue Kenntnis der Biologie der Honigbiene, speziell der Zustände im Bienenstock, ein Urteil abgeben zu können glaubten. Die Zahl der Schriften, welche sich mit der Dzierzonschen Theorie beschäftigen, ist außerordentlich groß, und wenn ich versuche, im folgenden einen Überblick über den Kampf um diese Theorie zu geben, so kann ich nicht die vielen Für und Wider in dem langen Streit bis in alle Einzelheiten darstellen, vielmehr möge hier eine Hervorhebung der wesentlichsten Punkte genügen.

Die Dzierzonsche Theorie stammt bekanntlich von dem Pfarrer Dzierzon, einem schlesischen Bienenzüchter. Dzierzon veröffentlichte

seine Ansichten über die Entstehung der Drohnen im Jahre 1845 in der Eichstädter Bienenzeitung. Die Tatsachen, welche zur Aufstellung der Theorie führten, sind zu bekannt, als daß es nötig wäre, sie hier eingehend zu erörtern; ich erinnere nur daran, daß für Dzierzon in erster Linie die verschiedenen Formen der Drohnenbrütigkeit[1]) ausschlaggebend waren. Weiteren Kreisen blieb indessen die Theorie zunächst unbekannt, und nur unter den Imkern wurde sie heftig diskutiert. Unter diesen herrschten damals die verschiedensten und sonderbarsten Ansichten über die Entstehung der verschiedenen Wesen im Bienenstaat. Die neue Theorie schien den meisten aber doch die sonderbarste von allen zu sein, und viele glaubten ihr eine nur kurze Lebensdauer voraussagen zu können. Sollte doch nach der neuen Theorie die Bienenkönigin befähigt sein, ganz nach Belieben bald ein befruchtetes, bald ein unbefruchtetes Ei abzusetzen! Aber Dzierzon, der ein ausgezeichneter Beobachter war, ließ sich durch die vielen Stimmen, die gegen ihn laut wurden, nicht beirren; er wußte die Einwände zurückzuweisen und zugleich neue Tatsachen als Stütze seiner Theorie beizubringen. Wenn man heute die ersten Jahrgänge der Eichstädter Bienenzeitung, in der sich der Kampf zunächst ausschließlich abspielte, durchblättert, so wundert man sich in der Tat, wie klar und richtig Dzierzon die Fortpflanzungsverhältnisse der Honigbiene erkannt hatte, und wie sehr ganz im Gegensatz dazu die meisten seiner Gegner im Dunkeln tappten.

Erst mehrere Jahre nach Veröffentlichung der Dzierzonschen Theorie wurde auch die Wissenschaft auf sie aufmerksam. Im Jahre 1851 setzte sich von Siebold, wenige Jahre vorher noch einer der entschiedensten Gegner der Lehre von der Parthenogenese, mit Dzierzon in Verbindung und erkannte alsbald die Bedeutung der Ansichten dieses Mannes. Er führte in den folgenden Jahren zahlreiche Untersuchungen aus, die alle zu gunsten Dzierzons sprachen, Untersuchungen, die er 1856 in seiner klassischen Arbeit »Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen« im Zusammenhang ausführlich darstellte[2]). Diese

[1]) Tritt eine Königin, ohne begattet worden zu sein, in die Eiablage, so nennen wir sie »primär drohnenbrütig«. »Sekundäre Drohnenbrütigkeit« tritt häufig bei älteren Königinnen auf und ist darauf zurückzuführen, daß der Samenvorrat im Receptaculum sich seinem Ende zuneigt oder die Spermapumpe nicht mehr richtig funktioniert. Eine dritte Form ist die »Drohnenbrütigkeit der begattungsunfähigen Arbeiterinnen«, die zumeist in weisellosen Stöcken beobachtet wird.

[2]) Es soll nicht verschwiegen werden, daß nicht alle Resultate Siebolds heute noch beweiskräftig sind. Wenn Siebold angibt, er habe in einem ungefähr 23 Stunden alten Ei, das sich zudem noch 22 Stunden außerhalb des Bienenstockes befunden hatte, einen Samenfaden beobachtet, der noch »sehr lebhafte schlängelnde Bewegun-

Schrift Siebolds, die ihn zum wissenschaftlichen Begründer der Lehre von der Parthenogenese machte, gibt zugleich auch eine eingehende Darstellung der Entstehung der Dzierzonschen Theorie und bildet ein würdiges Denkmal für Dzierzon.

Schon ehe Siebold sich zu den Ansichten Dzierzons bekannte, hatte dieser auch auf Seiten der Bienenzüchter in von Berlepsch (1851 u. folg.) einen eifrigen Anhänger gefunden, der in der Folgezeit nicht nur durch zahlreiche Experimente und Untersuchungen die Richtigkeit der Lehre Dzierzons immer aufs neue bestätigte, sondern zugleich mit Erfolg bemüht war, sie unter den Bienenzüchtern zu verbreiten. Und auch unter den Gelehrten blieb Siebold nicht der einzige Anhänger Dzierzons, sondern in gleicher Weise bemühte sich Leuckart (1855, 1857, 1858) um die Erforschung der Fortpflanzungsverhältnisse im Bienenstaat; seine Untersuchungen bildeten wertvolle Ergänzungen der Beobachtungen Siebolds und sprachen ebenfalls alle zugunsten Dzierzons.

So schien gegen Ende der fünfziger Jahre die Dzierzonsche Theorie auf Grund einer großen Zahl von Beobachtungen fest begründet zu sein. Zwar meldeten sich immer wieder Gegner, aber ihre Einwände gegen die Theorie waren doch derart, daß Dzierzon und seine Anhänger leicht zeigen konnten, wie nichtig sie waren. Nicht so leicht wurde es ihnen hingegen, einem Einwand zu begegnen, zu dem Bastardierungsexperimente den Anlaß gaben, und der ihnen zu wiederholten Malen gemacht wurde, ja den man selbst heute noch gelegentlich hört. Ist die Dzierzonsche Theorie richtig, so können, wenn eine deutsche Bienenkönigin von einer italienischen Drohne begattet wird — die deutsche und die italienische Rasse unterscheiden sich vornehmlich durch die Färbung des Hinterleibes; bei der letzteren sind die beiden ersten Hinterleibsringe rotgelb oder rotbraun gefärbt —, die Drohnen, welche diese Königin erzeugt, keine Eigenschaften der italienischen Drohne zeigen, da ja die Eier, aus denen sie sich entwickeln, nicht mit den Spermatozoen der italienischen Drohne in Berührung kommen, während die Töchter dieser Königin, also Arbeiterinnen und Königinnen, Bastarde sein müssen. Man hat sich denn auch dieses Mittels wiederholt bedient, um die Richtigkeit der Dzierzonschen Theorie zu prüfen. Während aber die einen ihre Ex-

gen« machte, so können wir bei unsern heutigen Kenntnissen mit Sicherheit behaupten, daß er sich getäuscht hat. In einem 22 Stunden alten Ei ist bereits das Blastoderm ausgebildet, von »schlängelnden Bewegungen« der Spermatozoen innerhalb des Eies kann also keine Rede mehr sein; nur in eben abgelegten, keinesfalls aber mehr als 3 Stunden alten Eiern, könnte man bewegungsfähige Spermatozoen finden.

perimente zugunsten Dzierzons anführten, kamen andre zu gerade entgegengesetzten Resultaten. Unter den letzteren sind besonders Lowe (1867) und vor allem Perez (1878, 1879) zu nennen, die die Dzierzonsche Theorie entschieden ablehnten. Perez z. B. untersuchte 300 Drohnen, die von einer italienischen Königin stammten, welche von einer französischen Drohne begattet worden war. Von diesen 300 Drohnen sollen 151 reine Italiener, 83 reine Franzosen und 66 Übergangsformen von der einen zu der andern Rasse gewesen sein. Die Experimente Perez' sind von zahlreichen Seiten kritisiert worden, und man hat seine Resultate auf die verschiedenste Weise zu erklären versucht (Sanson 1878, Girard 1878, Cook 1879, Phillips 1903 u. a.). Ich will hier nicht näher auf die vielen Einwände, die man Perez gemacht hat, eingehen, beschränke mich vielmehr auf ein allgemeines Urteil über die bisherigen Bastardierungsexperimente mit Bienen. Das in den letzten Jahren so eifrig betriebene Studium der Vererbungsgesetze hat uns zwar bereits zu manchen sehr wichtigen und sicheren Resultaten geführt, aber es hat uns zugleich doch auch zur Genüge gezeigt, wie vorsichtig man sein muß bei der Bewertung von Vererbungsexperimenten. Soll ein Vererbungsexperiment für uns heute auch nur einigermaßen beweisend sein, so verlangen wir in erster Linie, daß wenigstens die jüngsten Vorfahren der zu den Experimenten benutzten Tiere bekannt sind, mit andern Worten: wir müssen wissen, was bereits in den Tieren steckt. Diese Forderung ist aber bei den bisher vorliegenden Bienenexperimenten nicht zur Zufriedenheit erfüllt; so z. B. ist auf die Variationsbreite einer bestimmten Eigenschaft bei den verschiedenen Rassen überhaupt nicht geachtet worden. Da zudem speziell bei der Honigbiene die Fehlerquellen außerordentlich zahlreich und teilweise gar nicht zu beseitigen sind — es sei nur erwähnt, daß die Begattung der Königin hoch in der Luft stattfindet, eine exakte Feststellung also, wer der Vater des weiblichen Teiles ihrer Nachkommen ist, nicht möglich ist —, so scheint es mir fast unmöglich, durch Bastardierungsexperimente die Richtigkeit der Dzierzonschen Theorie wirklich einwandfrei zu beweisen.

In jüngster Zeit hat sich übrigens wieder ein französischer Forscher mit dieser Frage beschäftigt. Cuénot (1909) beobachtete die Nachkommenschaft einer schwarzen Königin, die von einer gelben Drohne begattet worden war. Da die Königin aus einem Stock stammte, dessen Angehörige alle dieselbe Färbung zeigten und nie mit andern Rassen gekreuzt waren, hält Cuénot sie für homozygot. Kurze Zeit nach der Befruchtung der jungen Königin erschienen junge Arbeiterinnen, die gelbe Streifen auf dem Abdomen hatten, welche zwar nicht so kräftig

ausgebildet waren, wie bei der zur Kreuzung benutzten Drohne, indessen keinen Zweifel ließen, daß die Arbeiterinnen Hybriden waren. Die 300 von dieser Königin stammenden Drohnen waren fast alle schwarz wie die Mutter; nur zwei wiesen ein breites gelbes Band auf dem ersten Hinterleibsring auf. Cuénot äußert verschiedene Vermutungen, wie das Auftreten dieser beiden Drohnen zu erklären ist. Für die wahrscheinlichste Hypothese hält er die, daß es Varianten sind. Die Angaben Cuénots schließen jedoch auch nicht aus, daß die beiden Drohnen von einer eierlegenden Arbeiterin, also einem Hybriden, stammten. Auch ich selbst beobachtete die Nachkommen einer von einer italienischen Drohne begatteten deutschen Königin. Die Arbeiterinnen erwiesen sich auch hier ohne weiteres als Hybriden, während alle Drohnen, die ich untersuchte, deutsche Drohnen waren. Wenn ich auch diesen mehr gelegentlichen Beobachtungen keinen größeren Wert beimesse, so ist doch nicht zu bestreiten, daß sie zugunsten Dzierzons sprechen und auch Cuénot erklärt am Schlusse seiner Ausführungen, die Dzierzonsche Theorie bestehe zu Recht.

Ungefähr zu der gleichen Zeit, wo Lowe auf Grund seiner Bastardierungsexperimente die Richtigkeit der Dzierzonschen Theorie bezweifelte, wurde Landois (1867) durch Experimente andrer Art zu der Ansicht geführt, daß alle von der Bienenkönigin abgesetzten Eier gleich beschaffen sind und das Geschlecht erst durch die Nahrung bestimmt wird. Landois übertrug Eier aus Arbeiterinnenzellen in Drohnenzellen und umgekehrt, und nach mehreren mißglückten Versuchen will er aus den »Arbeiterinneneiern« in Drohnenzellen Drohnen und aus »Drohneneiern« in Arbeiterinnenzellen Arbeiterinnen erzielt haben. Lediglich die verschiedene Fütterung der Larven in den verschiedenen Zellen soll die Entstehung von Drohnen einerseits und Arbeiterinnen und Königinnen anderseits zur Folge haben. Die Unrichtigkeit der Annahme Landois', der auch bei den übrigen Insekten in der Nahrung den geschlechtsbestimmenden Faktor sah, zeigte Siebold (1867) an einer ganzen Reihe von zweifellos feststehenden Tatsachen, so daß es kaum nötig gewesen wäre, die Übertragungsexperimente nachzuprüfen. Aber auch dies geschah, und zwar von den verschiedensten Seiten in umfangreichem Maße und mit den größten Vorsichtsmaßregeln (Kleine 1867, Bessels 1868, Sanson et Bastian 1868). Das Resultat war bei allen Nachuntersuchern gleichlautend: alle übertragenen Eier werden von den Arbeiterinnen wieder entfernt; die Zellen können dann von der Königin neu bestiftet werden, und aus diesen Eiern entstehen natürlich in den Drohnenzellen Drohnen, in den Arbeiterinnenzellen Arbeiterinnen. Außerdem wurden

zahlreiche neue Beobachtungen und Experimente gemacht, die alle zeigen, daß die Nahrung auf das Geschlecht keinen Einfluß ausübt[1]).

Der nächste bemerkenswerte Ansturm gegen die Dzierzonsche Theorie ging von dem Bienenzüchter F. Dickel (1898) aus. Er bestritt zwar nicht, daß unbefruchtete Eier sich zu Drohnen entwickeln, aber er war der Überzeugung, daß diese »falschen Drohnen« zur Fortpflanzung nicht fähig sind. Die »normalen Drohnen«, d. h. die von einer begatteten Königin stammenden männlichen Tiere, sollten alle aus befruchteten Eiern ihren Ursprung nehmen, es sollten mit andern Worten alle von einer normalen Königin abgesetzten Eier befruchtet sein. Die Geschlechtsbestimmung sollte Sache der Arbeiterinnen oder »Zweitweibchen« sein, die durch verschiedene »Bespeichelung« der Eier ihnen eine männliche, eine weibliche oder eine zwitterige — die Arbeiterinnen betrachtet Dickel als Zwitter — Richtung geben. Dickel, der seine Theorie in den nächsten Jahren vielfach umänderte und dabei immer mehr den Boden der Tatsachen unter den Füßen verlor, stützte seine Behauptungen auf eine Anzahl Experimente, die meist wieder in der Übertragung von Eiern aus einer Zellart in eine andre bestanden. Es wundert uns vielleicht heute, daß Dickel damals mit seinen phantastischen Vorstellungen nicht nur unter den Bienenzüchtern, sondern selbst in den Kreisen der Gelehrten so großes Aufsehen erregte, zumal, da die Angaben über die von ihm ausgeführten Experimente ganz unzureichend waren und man doch von den früheren Übertragungsexperimenten her die vielen Schwierigkeiten und Fehlerquellen kannte. Indessen die Aufmerksamkeit, die Dickel erregte, hatte auch ihr Gutes; gab sie doch den Anlaß, daß Weismann Eier aus Arbeiterinnen- und Drohnenzellen durch seine Schüler Paulcke (1899) und Petrunkewitsch (1901) untersuchen ließ, Untersuchungen,

---

[1]) Damit soll indessen nicht gesagt sein, daß es für die Entwicklung einer Bienenlarve bedeutungslos ist, was für Futter sie erhält. Daß die Unterschiede zwischen Königin und Arbeiterin auf verschiedene Fütterung zurückzuführen sind, wird ja wohl allgemein angenommen. Und was aus einer Drohnenlarve wird, die mit »königlichem Futter« aufgezogen wurde, zeigen die Beobachtungen vom Raths (1894). In einem weisellosen Stock hatten die Arbeiterinnen einige bestiftete Drohnenzellen zu Weiselzellen umgebaut in der Absicht, sich eine neue Königin aufzuziehen. Sehr bald wurde aber die Brut von den Arbeiterinnen aus den Weiselzellen herausgeworfen, sie erkannten offenbar, daß trotz der guten Fütterung nur Drohnen entstanden. Nur drei blieben zurück, und diese nahm vom Rath schließlich aus den Zellen heraus und untersuchte sie lebend und auf Schnittserien. Die Drohnen befanden sich bereits im letzten Puppenstadium und waren auffallend groß, von weiblichen Sexualorganen war jedoch nichts zu erkennen. Die Geschlechtsorgane zeigten auffallende Hemmungsbildungen und der Hinterleib der Tiere strotzte von einer gewaltigen Fettmasse.

die wieder wichtige Beweise für die Richtigkeit der Dzierzonschen Theorie brachten.

Die Arbeiten Petrunkewitschs — speziell die zweite — haben besonders durch Wheeler (1904) eine sehr scharfe Kritik erfahren und die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß diese Kritik in manchen Punkten nicht unberechtigt war, aber mögen auch die Beobachtungen Petrunkewitschs in verschiedenen Punkten unrichtig gewesen sein, seine Untersuchungen sowie die Paulckes haben immerhin das mit Sicherheit ergeben, daß auch die »normalen Drohnen« aus unbefruchteten Eiern entstehen, und man darf wohl behaupten, daß damit die Dzierzonsche Lehre auf eine exakte Basis gestellt worden war und weiterer Stützen kaum mehr bedurfte.

Umso verwunderlicher muß es erscheinen, daß gerade das letzte Jahrzehnt besonders reich ist an den sonderbarsten Theorien über die Fortpflanzungsverhältnisse der Honigbiene. Vornehmlich Physiologen traten immer wieder als Zweifler an der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen auf. Aber die Hypothesen, die sie an Stelle der Dzierzonschen Lehre setzen wollten, waren so haltlos, daß es sich kaum verlohnt, hier des näheren darauf einzugehen, und nur, um zu zeigen, zu welchen Behauptungen sich die Gegner Dzierzons verleiten ließen, mögen hier einige Beispiele folgen.

Im Jahre 1903 schreibt kein geringerer als Pflüger, die Parthenogenesis der Bienen sei eine »mangelhaft begründete und sehr wahrscheinlich unrichtige Hypothese.« Nach seiner Ansicht — eine Ansicht, die er übrigens 20 Jahre früher bereits einmal geäußert hatte (1882) — ist die Bienenkönigin ein Hermaphrodit und besitzt »einen männerzeugenden Hoden«. »Daß dieser Hode des Bienenweibchens bis jetzt unerkannt blieb, liegt wohl daran, daß seine Zellen keine Samenfäden erzeugen, die ja keine notwendige Form des männlichen Zeugungsstoffes bilden.«

Bachmetjew (1903) kommt auf Grund von Zählungen der Häkchen an den Flügeln von Arbeiterinnen und Drohnen zu folgenden absonderlichen Resultaten: »Der rechte Flügel der Drohnen und der linke Flügel der Arbeiterinnen sind das Produkt der Parthenogenese, während der linke Flügel der Drohnen und der rechte Flügel der Arbeiterinnen das Resultat der Befruchtung der Königineier darstellen. Sowohl die Arbeiterbienen wie auch die Drohnen stellen halbnormale Individuen dar, welche aus halbbefruchteten Eiern der Königin sich entwickeln.« Und 7 Jahre später (1910) schreibt er, ebenfalls auf Grund von Häkchenzählungen: »Drohnen von ein- und vierjähriger (und auch älteren) Königin entwickeln sich aus den unbefruchteten Eiern. Drohnen von zwei- oder drei-

jähriger Königin entwickeln sich teilweise aus unbefruchteten, teilweise aber aus befruchteten Eiern« usw.

Aber auch unter denen, die die Dzierzonsche Lehre als erwiesen erachteten, stellten einige (Beard 1902, v. Lenhossek 1903, Schultze 1904) recht merkwürdige Hypothesen auf. Die drei genannten Forscher waren alle durch anderweitige Untersuchungen zu der Ansicht geführt worden, daß das Geschlecht bereits im unbefruchteten Ei bestimmt sei und die Befruchtung keinen Einfluß auf dasselbe habe. Um nun die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Honigbiene mit ihrer Theorie in Einklang zu bringen — alle waren, wie gesagt, Anhänger der Dzierzonschen Lehre —, nahmen sie an, daß das Ovar der Bienenkönigin männlich und weiblich präformierte Eier enthalte, daß aber nur die weiblich präformierten einer Befruchtung bedürften, während die männlich präformierten sich unbefruchtet entwickelten oder gar überhaupt nicht befruchtungsfähig seien. Daß sie aber mit ihrer Annahme die Drohnenbrütigkeit nicht erklären können, scheinen sie selbst einzusehen, trotzdem z. B. Lenhossek schreibt: »Meiner Ansicht nach besteht keine Schwierigkeit anzunehmen, daß in allen Fällen, wo die Samentasche der Königin der zur Befruchtung tauglichen lebenskräftigen Samenfäden entbehrt, sei es, daß die Paarung mit dem männlichen Tiere unterblieben ist, sei es, daß die im Receptaculum aufgespeicherten Samenfäden durch hohes Alter der Königin oder aus andern Gründen abgestorben oder zur Befruchtung unfähig geworden sind, es gar nicht zur Bildung weiblicher Eier kommt, oder zumindest, wenn solche auch angelegt sind, nicht zu deren vollkommener Ausreifung und Ausscheidung.« Im übrigen sei auf die Ausführungen von Buttel-Reepens (1904), eines ausgezeichneten Kenners der Biologie der Bienen, hingewiesen, der die Präformationstheorie in ihrer Anwendung auf die Honigbiene einer eingehenden Kritik unterzogen hat[1]).

[1]) In allerjüngster Zeit hat Godlewski (1913) die Lenhossekschen Ideen wieder aufgegriffen. Er erklärt: »Mir scheint die von Lenhossek ausgesprochene Vermutung vollkommen berechtigt zu sein, daß die Eier, aus denen Drohnen hervorgehen, nicht befruchtet werden, weil sie eben eine andre Konstitution haben und deshalb nicht befruchtungsbedürftig sind. Demnach sollte man annehmen, daß die Bienen zwei Eierarten produzieren, von denen die eine der Befruchtung als entwicklungserregenden Momentes bedarf, die andre dagegen zur Parthenogenese bestimmt ist. Wir hätten also hier einen Übergang von der exzeptionellen Parthenogenese zu der normal-konstanten, bei welcher die eine Art der Eier sich konstant und normal parthenogenetisch entwickelt, die andre dagegen erst nach erfolgter Befruchtung.« Daß, wie gesagt, Buttel-Reepen die Haltlosigkeit der Lenhossekschen Theorie einwandfrei nachgewiesen hat, scheint Godlewski nicht bekannt zu sein.

Indessen auch eine neue Bestätigung der Dzierzonschen Lehre brachte das letzte Jahrzehnt. Es sind die Untersuchungen von Meves (1904, 1907), Mark and Copeland (1907) und Doncaster (1906a, 1907b) über die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene. Es findet bei dieser nicht wie bei aus befruchteten Eiern entstandenen Tieren im Verlauf der Spermatogenese eine Reduktion der Chromosomenzahl statt, sondern jede Spermatide erhält soviel Chromosomen, wie auch in den Kernen der Spermatogonien vorhanden sind.

Sprechen einerseits diese Untersuchungen ja entschieden zugunsten Dzierzons, so wurden doch die cytologischen Verhältnisse durch sie noch nicht vollständig geklärt, im Gegenteil erschien jetzt manches unklarer als zuvor, und besonders Giglio-Tos (1905) machte darauf aufmerksam, daß die Angaben von Petrunkewitsch und die von Meves über die Chromosomenzahlen nicht miteinander in Einklang zu bringen sind. Und da auch die übrigen Angaben Petrunkewitschs teilweise wenig glaubwürdig erschienen, so mehrten sich in den letzten Jahren die Stimmen, die eine Nachuntersuchung der Eireifung und der ersten Embryonalentwicklung für notwendig hielten. Es kam vornehmlich auf eine genaue Feststellung des Verlaufes der Eireifung sowie der Chromosomenzahlen in den verschiedenen Zellen an, wobei besonders auf das Vorhandensein von Geschlechtschromosomen zu achten war.

Ehe ich dazu übergehe, diese von mir in den letzten Jahren im Münchener Zoologischen Institut ausgeführten Untersuchungen darzustellen, müssen wir die bisherigen, im vorigen nur kurz erwähnten cytologischen Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene noch etwas näher betrachten.

Der erste, der die Reifung der Eier aus Drohnen- und Arbeiterinnenzellen vergleichend untersuchte, war Blochmann (1889). Er stellte fest, daß sowohl in den befruchteten als auch in den unbefruchteten Bieneneiern zwei Richtungskörper abgeschnürt werden. In den Eiern aus Arbeiterinnenzellen fand er meist mehrere Samenfäden. Über das Schicksal der Richtungskörper äußert er sich folgendermaßen: »Die Richtungskerne rücken sodann, so wie sie sind, näher zusammen und werden von einer ziemlich großen Vacuole des oberflächlichen, vom Dotter freien Plasmas umschlossen. In dieser Vacuole zerfallen sie in feine Chromatinkörnchen, welche dann durch den ganzen Hohlraum der Vacuole sich zerstreuen. Die Vacuole (Richtungskernmasse) ist noch in den ersten Stadien der Blastodermbildung leicht nachzuweisen. Man darf wohl annehmen, daß ihr Inhalt, die Chromatinkörnchen, später aus dem Ei entfernt wird . . . In wenigen Präparaten habe ich auch gefunden, daß

zwei getrennte Vacuolen existieren.« Schon aus den Untersuchungen von Blochmann ging also hervor, daß die Eireifung in allen Bienen-eiern in gleicher Weise verläuft, daß aber auch die »normalen« Drohneneier unbefruchtet sind. Blochmann war indessen von der Richtigkeit der Dzierzonschen Theorie so überzeugt, daß er seine Feststellung gar nicht besonders betonte, und so kam es, daß die für die damalige Zeit ausgezeichneten Beobachtungen gar nicht die Würdigung erfuhren, die sie verdienten.

Mit wesentlich verbesserten Methoden und einer vollkommeneren Technik konnten Paulcke (1899) und Petrunkewitsch (1901, 1903) ihre Untersuchungen durchführen. Petrunkewitsch, der die von Paulcke begonnenen Untersuchungen zu Ende führte, bestätigte zunächst die Angabe Blochmanns, daß die Eireifung in den Arbeiterinnen- und Drohneneiern in gleicher Weise verläuft. Was die Besamung der Bieneneier anbetrifft, so konnte auch Petrunkewitsch in den Eiern aus Drohnenzellen kein Sperma finden. Allerdings konnte er auch in eben abgelegten Eiern aus Arbeiterinnenzellen den Spermakern, bzw. die Spermakerne — auch die Angaben Blochmanns über die Polyspermie konnte Petrunkewitsch bestätigen — nicht beobachten, sondern der Unterschied zwischen besamten und unbesamten Eiern wurde erst auf einem etwas späteren Stadium sichtbar, nämlich dann, wenn sich in ersteren die Spermastrahlung entwickelte. »Diese Strahlung tritt schon zu Ende der Bildung des ersten Richtungskörpers auf, erreicht aber erst bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers ihre größten Dimensionen und kann bis zur Kopulation der Pronuclei verfolgt werden.«

In der Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel zählte Petrunkewitsch 16 Chromosomen. Die erste Reifungsteilung ist eine Äquationsteilung, so daß wir zwei Chromatingruppen erhalten mit je 16 Chromosomen. Beide, die Ovocyte zweiter Ordnung und der erste Richtungskörper wandeln sich ohne vorherige Bildung von Ruhekernen in Spindeln um und teilen sich von neuem. Die zweite Reifungsteilung ist eine Reduktionsteilung, und es resultieren vier Chromatingruppen mit je acht Chromosomen. Die innerste Chromatingruppe wird alsbald zum weiblichen Vorkern, der in befruchteten Eiern ins Innere des Eies dem männlichen Vorkern entgegenwandert. Die beiden inneren Chromatingruppen, zweiter Richtungskörper und centrale Hälfte des ersten, verschmelzen regelmäßig miteinander zu einem »Richtungskopulationskern«, während die periphere Hälfte des ersten Richtungskörpers zugrunde geht. Der »Richtungskopulationskern« liefert in dem Drohnenei »durch dreifache Teilung acht Zellen mit doppelten Kernen«, aus denen,

wie Petrunkewitsch in seiner zweiten Arbeit (1903) zu beweisen sucht, die Geschlechtszellen der männlichen Larve entstehen. »In befruchteten Eiern, sowie in Arbeitsdrohneneiern bildet sich der »Richtungskopulationskern« zu einer Spindel um, diese geht aber einfach zugrunde oder liefert eine bis vier Zellen, die aber immer Zerfallserscheinungen des Chromatins aufweisen und schließlich auch zugrunde gehen«; die Genitaldrüsen der Weibchen entstehen »aus Mesodermzellen, die in die Mesodermröhren von der Bauchseite her eindringen.«

In den unbefruchteten Eiern bleibt während der Embryonalentwicklung nicht die reduzierte Chromosomenzahl erhalten, sondern es wird die Normalzahl im weiblichen Pronucleus »vermutlich durch Längsspaltung der Chromosomen mit einem Ausbleiben der entsprechenden Teilung in zwei Tochterkerne« wieder hergestellt, so daß nach Petrunkewitsch die Furchungskerne aller Bieneneier 16 Chromosomen enthalten. In allen Eiern zerfallen die 16 Chromosomen am Ende der Furchung in Chromosomen von geringerer Wertigkeit, d. h. die Äquatorialplatten der Blastodermspindeln enthalten in Arbeiterinnen- und Drohneneiern je 64 Chromosomen.

Meves untersuchte als erster die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (1904, 1907). Die erste Spermatocytenteilung besteht in der Abschnürung einer einfachen Cytoplasmaknospe, die Chromatin nicht enthält. Meves bezeichnet sie als »ersten Richtungskörper«. An die erste Reifungsteilung schließt sich unmittelbar die zweite an. Die Kernmembran wird aufgelöst, und die Chromosomen werden in den Äquator einer Spindelfigur verlagert. Meves konnte die Chromosomenzahl auf 16 bestimmen, und da die zweite Reifungsteilung eine Äquationsteilung ist, erhält jede Spermatide 16 Chromosomen. Auch durch die zweite Reifungsteilung werden keine gleichwertigen Körper gebildet, sondern die eine Gruppe von Tochterchromosomen wird von einem Cytoplasmakegel aufgenommen, der dann als »zweiter Richtungskörper« abgetrennt wird. Während die zurückbleibenden großen Zellen sich in Spermien umwandeln, gehen die ersten Richtungskörper und aller Wahrscheinlichkeit nach auch die zweiten zugrunde. Die Reduktionsteilung muß nach Meves im Hoden der Honigbiene deshalb unterbleiben, weil »die Drohne sich aus einem unbefruchtet gebliebenen Ei entwickelt, welches zwei Richtungskörperchen ausgestoßen hat. Sämtliche Zellen, welche von diesem Ei abstammen, also auch die Genitalzellen, müssen demnach reduzierte Kerne, d. h. also solche mit der halben Chromosomenzahl und Chromatinmenge besitzen.« Nach Meves ist mithin 16 die haploide

Chromosomenzahl, nach Petrunkewitsch aber ist 16 die diploide, und da nach Petrunkewitsch die Geschlechtszellen der Drohnen aus den verschmolzenen Richtungskörpern entstehen, müßten sie die diploide Chromosomenzahl besitzen, und es müßte, wie bei aus befruchteten Eiern entstandenen Tieren, in der Spermatogenese eine Reduktionsteilung erfolgen. Die Bildung des »zweiten Richtungskörpers« bzw. das Zugrundegehen der kleineren durch die zweite Reifungsteilung gebildeten Spermatide sucht Meves mit Zweckmäßigkeitsgründen zu erklären: »Eine doppelt so große Anzahl von Spermien, wie sie resultieren würde, wenn die zweite Reifungsteilung bei der Honigbiene ebenso wie bei der Wespe die Entstehung von zwei gleichgroßen Tochterzellen zur Folge hätte, wäre demnach offenbar unnütz; es hat den Zwecken der Art besser entsprochen, weniger Spermien zu bilden und diese besser auszurüsten.«

Mark and Copeland (1906) kamen zu fast den gleichen Resultaten wie Meves. Daß sie in der von Meves als erste Spermatocytenteilung beschriebenen Abschnürung einer Cytoplasmaknospe keine Reifungsteilung sehen, sondern die Cytoplasmaknospe als »interzonal body«, als Spindelrestkörper, betrachten, ist für uns hier belanglos.

Doncaster hingegen gab in seiner ersten Mitteilung (1906b) andre Chromosomenzahlen an. Er wollte gefunden haben, daß nicht 16, sondern acht Chromosomen in jede Spermatide kommen, eine Angabe, die er indessen später (1907b) dahin berichtigte, daß tatsächlich jede Spermatide 16 Chromosomen erhält, daß aber je zwei miteinander vereinigt sind.

Betrachten wir nunmehr die eignen Untersuchungen. Zuvor aber sei es mir noch gestattet, eine angenehme Pflicht zu erfüllen. Mein herzlichster Dank gebührt meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Geheimrat v. Hertwig und Herrn Professor Goldschmidt, der die Anregung zu vorliegender Arbeit gegeben hat. Beide verfolgten stets mit dem regsten Interesse meine Untersuchungen.

Spezieller Teil.

1. Material und Methoden.

Als ich die vorliegenden Untersuchungen begann, war ich mit der Bienenzucht noch nicht vertraut und wußte nicht, ob es mir möglich sein werde, das zu ihnen nötige Material selbst am Bienenstande zu konservieren. Ich wandte mich deshalb an Herrn F. Dickel in Darmstadt, der ja bereits wiederholt Bieneneier zu wissenschaftlichen Untersuchungen geliefert hatte. Dickel war denn auch gleich bereit, mir das Material

zu beschaffen und es gebührt ihm mein herzlichster Dank für seine Bemühungen. Aber wie es Petrunkewitsch ging, so erging es auch mir. Schon die Untersuchung der ersten Eier ergab, daß die Angaben Dickels über das Alter der mir übersandten Eier nicht richtig waren. Als ich Dickel hierauf aufmerksam machte, antwortete er mir, ein Irrtum seinerseits sei nicht ausgeschlossen, da seine geschwächten Augen die Eier nicht immer zu erkennen vermöchten. Da es mir indessen darauf ankam, Herkunft und Alter meines Materials möglichst genau zu kennen, so legte ich das Dickelsche Material als unbrauchbar beiseite und bemühte mich, selbst eine genügende Zahl von Eiern zu konservieren[1]). Die Gewinnung eben abgelegter Bieneneier in größerer Zahl ist indessen nicht leicht und setzt eine ziemliche Erfahrung im Umgang mit den Bienen voraus. Es galt also zunächst, selbst Imker zu werden, und es sei mir hier gestattet, Herrn G. Bamberger, Bienenzüchter in München, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für seine ausgezeichnete Einführung in die Bienenzucht. Er stand mir nicht nur jederzeit mit Rat und Tat zur Seite, sondern stellte mir auch seinen eigenen großen Bienenstand bereitwillig zur Verfügung, wie er überhaupt meinen Untersuchungen immer reges Interesse entgegenbrachte. Auch Herrn K. Hofmann, Kgl. Landesinspektor für Bienenzucht, danke ich für manchen Rat und manche Unterstützung.

Das zur Gewinnung der Eier angewandte Verfahren war folgendes. Die Königin wurde auf eine der drei vordersten Waben gesetzt und ihr ein Zurückgehen auf die hinteren Waben durch Einhängen des Absperrgitters unmöglich gemacht. Hatte sie die drei vordersten Waben bestiftet, so wurde eine, am besten die mittlere, herausgenommen und an

[1]) Ich habe diesen Vorfall nur erwähnt, um zu zeigen, wie wenig die Experimente Dickels Anspruch auf Exaktheit machen können und wie wenig sie infolgedessen einer Beachtung wert sind. Wenn ja auch Dickel, der in Imkerkreisen immer noch bald mit mehr, bald mit weniger Erfolg seine Geschlechtsbestimmungstheorien zu verbreiten sucht, in wissenschaftlichen Kreisen kaum noch Anhänger hat, so hört man doch noch hin und wieder Stimmen, die eine Prüfung der Dickelschen Übertragungsexperimente für wünschenswert halten. Alle Experimente Dickels können einer wissenschaftlichen Kritik nicht standhalten. Wie gut ich übrigens daran tat, das Dickelsche Material nicht weiter zu benutzen, sollte mir erst später klar werden. Ich hatte bereits einen Teil meiner Resultate in einem Vortrag vorläufig mitgeteilt (1912), da trat Dickel, der nicht wußte, daß sein Material bei den Untersuchungen keine Verwendung gefunden hatte, plötzlich mit der Behauptung hervor, ich sei überhaupt nicht imstande, Drohneneier von Eiern aus Weisel- oder Arbeiterinnenzellen zu unterscheiden; denn in einem Gläschen, das laut Etikettierung Eier aus Weiselzellen enthalten sollte, seien Eier aus Weisel- und Drohnenzellen gemischt gewesen, ich aber halte alle für Eier aus Weiselzellen!

ihre Stelle eine leere, von den Arbeiterinnen zur Bestiftung bereits vorbereitete Wabe hineingehangen. Nach zwei Stunden wurde die Wabe nachgesehen. Fanden sich dann bereits Eier in ihr, so konnten sie höchstens 2 Stunden alt sein, aller Wahrscheinlichkeit nach aber waren sie viel jünger, da das Öffnen des Bienenstockes und das Abkehren der Waben immer eine beträchtliche Störung und Aufregung des Volkes mit sich bringt und die Königin infolgedessen erst nach geraumer Zeit mit dem Eierlegen beginnt. Sehr häufig natürlich oder vielmehr meistens findet man nach 2 Stunden überhaupt noch keine Eier; es hängt das sehr von den Witterungsverhältnissen und den Zuständen im Stock ab, vor allem darf man das Volk nicht allzuhäufig beunruhigen. Auch ist es viel schwerer, Drohneneier als Arbeiterinneneier in genügender Zahl zu erhalten. Die bis 2 Stunden alten Eier wurden entweder sofort fixiert oder in der Wabe hinter das Absperrgitter gehangen, so daß die Königin keine weiteren Eier hinzulegen konnte. Auf diese Weise gelang es, Eier jeglichen Alters zu erhalten. Vermittels einer feinen, an der Spitze etwas umgebogenen Nadel konnten die Eier leicht aus den Zellen genommen werden.

Die zum Studium der Ovogenese und Spermatogenese nötigen Ovarien und Hoden habe ich ebenfalls selbst konserviert. Mehrere Bienenzüchter lieferten mir zahlreiche lebende Königinnen und Königinnenpuppen, und auch Herrn Professor E. Zander, Leiter der Kgl. Anstalt für Bienenzucht in Erlangen, bin ich für seine freundliche Unterstützung zu Dank verpflichtet.

Die Eier wurden fast ausschließlich mit Gilsons Gemisch in der von Petrunkewitsch (1901) angegebenen Modifikation fixiert. Anfangs wandte ich auch verschiedene andre Fixierungsflüssigkeiten an, wie Flemmings, Hermanns, Carnoys Gemische, Sublimat-Eisessig, aber keine erwies sich als so geeignet, wie das Gemisch Petrunkewitschs. Die Fixierungsdauer schwankte zwischen 6 und 24 Stunden. Für die Fixierung der Ovarien und Hoden wurde ebenfalls Petrunkewitschs Gemisch verwandt, daneben aber kamen mit ungefähr gleichem Erfolge andre Gemische in Anwendung, so Flemmings, Hermanns, Bouins und Zenkers Gemische. Die Hoden-Ausstrichpräparate wurden teilweise mit heißem Zenkerschem Gemisch (von ungefähr 50°), teilweise mit Schaudinns Gemisch fixiert.

Das Einbetten der Eier ist zwar, wenn man Schrumpfungen vermeiden will, nicht leicht, gelingt aber bei einiger Vorsicht auch über Xylol ganz gut. Das Schneiden bietet im Vergleich mit andern Insekteneiern nur geringe Schwierigkeiten. Alle Eier wurden sagittal geschnitten.

Diese Schnittführung ist zum Studium der Richtungsspindeln am geeignetsten. Da die Eier sich im flüssigen Paraffin gewöhnlich von selbst auf die Seite legen, so lassen sich auch Sagittalschnitte am bequemsten herstellen. Die Schnittdicke betrug immer 5 μ. Die Färbung mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Lichtgrün oder noch besser Eosin lieferte die schärfsten und kontrastreichsten Bilder. Daneben wurden noch mehrere Färbungen zur Kontrolle benutzt, z. B. Boraxcarmin-Lichtgrün, Safranin-Lichtgrün, Indigocarmin-Pikrinsäure-Magentarot.

2. Eireifung und Befruchtung.

a) Erste Reifungsteilung.

Zur Zeit der Ablage des Bieneneies hat sich, wie schon Blochmann (1889) feststellte, das Keimbläschen bereits in die erste Richtungsspindel umgewandelt. Diese liegt nahe dem vorderen, bei der Ablage zuletzt austretenden und später frei in die Zelle ragenden Pole des Eies auf der konvexen Seite, der Ventralseite des späteren Embryos. Das Keimhautblastem ist an dieser Stelle stark verdickt und ragt kegelförmig in das Eiinnere vor; wir wollen diese Plasmaanhäufung mit Petrunkewitsch der Kürze wegen als Richtungsplasma bezeichnen. Fig. 1 auf Taf. VII gibt die erste Richtungsspindel eines Eies wieder, das gleich nach der Ablage fixiert wurde. Wir sehen, daß bei der Ablage des Eies nicht nur die Spindel bereits gebildet ist, sondern die Tochterchromosomen sind sogar schon an die Pole gerückt. Trotzdem indessen die Teilung soweit vorgeschritten ist, ist die Kernmembran noch vollkommen erhalten und das Keimbläschen noch vollständig rund. Auch bei den Furchungsspindeln erfolgt, wie ich weiter unten näher erörtern werde, die Anlage innerhalb der Kernmembran. Aber die Kernmembran verschwindet hier sehr bald, und im Stadium der Äquatorialplatte ist meist nichts mehr von ihr zu sehen.

Die einzelnen Chromosomen liegen in beiden Polplatten ziemlich weit auseinander, so daß ihre Zahl in diesem Stadium verhältnismäßig leicht festzustellen ist. Die eine Polplatte der in Fig. 1 abgebildeten Spindel, der spätere erste Richtungskörper, besteht aus acht Doppelchromosomen; die andre ist aus ebensoviel Chromosomen zusammengesetzt, jedoch liegt sie nicht vollständig auf dem Schnitt. Die Dyadennatur ist bei den meisten Chromosomen sehr deutlich, ja bei einigen sind die Hälften der Dyaden durch einen deutlichen Spalt voneinander getrennt, und wenn auch nie 16 selbständige Chromosomen in einer Polplatte der ersten Richtungsspindel liegen, so erscheint uns die Angabe Petrunke-

WITSCHS, daß die Polplatten der ersten Richtungsspindel je 16 Chromosomen enthalten, nicht so ganz unverständlich, zumal, wenn wir bedenken, daß PETRUNKEWITSCH Eisenhämatoxylin zur Färbung überhaupt nicht anwandte. Denn wenn auch DELAFIELDS Hämatoxylin, Safranin usw. ganz gute Bilder geben, so eignet sich doch bei unserm Objekt, wenn es sich um eine sichere Feststellung der Chromosomenzahl handelt, einzig und allein das Eisenhämatoxylin. Bei Färbungen mit Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Eosin treten die einzelnen Chromosomen so scharf wie bei keiner andern Färbung hervor, und das ist bei der Kleinheit der Elemente und ihrer meist sehr gedrängten Lage durchaus notwendig. Letztere Tatsache ist allerdings auch wieder ein Grund, daß eine gute Färbung mit Eisenhämatoxylin nicht leicht ist, und häufig war eine zweite oder gar mehrmalige Differenzierung notwendig, bis der richtige Grad erreicht war.

Die Spindel liegt anfangs (Fig. 1) ungefähr parallel zur Oberfläche des Eies. Sehr bald aber verändert sie ihre Lage; sie dreht sich um einen rechten Winkel, so daß sie schließlich (Fig. 2) nahezu senkrecht zur Oberfläche des Eies steht. Während der Drehung streckt sich die Spindel, ohne daß aber zunächst die Kernmembran zerreißt. Die Zerreißung der Kernmembran findet erst statt, wenn die Spindel sich stärker in die Länge zieht (Fig. 3), und zwar zerreißt sie meist auf beiden Seiten in der Mitte der Spindel. Erfolgt nun eine weitere Streckung der Spindel, so werden die Überreste der Kernmembran, die um die innere Chromatingruppe liegen, von dieser mit gegen das Eiinnere gezogen, verschwinden indessen sehr bald vollständig. So sind in Fig. 4 nur noch geringe Überreste an der inneren Chromatingruppe sichtbar. Auch hierin verhält sich die Kernmembran der ersten Richtungsspindel anders als die der sich zur Teilung anschickenden Furchungskerne. Während die Kernmembran des Keimbläschens von der Spindel geradezu gesprengt wird und dann die Überreste allmählich resorbiert werden, verschwindet die Kernmembran der Furchungskerne fast plötzlich bei Ausbildung der Äquatorialplatte.

Für die erste Richtungsspindel sind die stark verdickten Fasern charakteristisch. Solange der Kern noch vollkommen rund ist (Fig. 1), treten sie noch nicht deutlich hervor, sobald aber die Spindel sich dreht und streckt, gewinnen sie ihr typisches Aussehen und bilden dann eine das Eisenhämatoxylin stark festhaltende breite Platte zwischen den beiden Polplatten (Fig. 2 u. 3). Die Zahl der Fasern ist jedenfalls größer als die der Chromosomen; in den abgebildeten Spindeln sind, um die Bilder nicht unklar zu machen, nicht alle Fasern eingezeichnet. Derart ver-

dickte Fasern in den Richtungsspindeln von Insekteneiern sind ja bereits häufig beschrieben worden (Blochmann 1886, 1889, Henking 1892, Schleip 1908 usw.). Sie scheinen indessen bei den verschiedenen Gruppen von Insekten und auch wieder innerhalb der einzelnen Gruppen ein sehr verschiedenes Verhalten im Verlaufe der Eireifung zu zeigen. Während bei den einen Überreste von ihnen noch sehr lange sichtbar sind, verschwinden sie bei den andern sehr bald. Ich will mich hier auf die Hymenopteren beschränken und erwähne nur die Feststellungen Schleips (1908). Nach Schleip wandeln sich bei den Ameisen die Faserüberreste, die sogenannte Mittelplatte, »in eine Platte von feinwabigem Protoplasma um, die zuweilen aus einer mittleren, dunkleren und zwei äußeren, helleren Schichten besteht«. Anders bei der Honigbiene. In Fig. 3 sind die verdickten Fasern noch sehr deutlich, ja sie scheinen das Eisenhämatoyxlin noch etwas stärker zu halten als im vorhergehenden Stadium (Fig. 2), aber es färbt sich nicht mehr wie dort nahezu die ganze Faser, sondern nur noch der mittlere Teil, man möchte fast glauben, es wolle sich eine typische Mittelplatte ausbilden. Das nächste Stadium (Fig. 4) zeigt, daß dem nicht so ist. Denn wenn sich nun die Spindel weiter in die Länge zieht, so strecken sich auch die Fasern und verlieren damit ihre Färbbarkeit; in Fig. 4 sind sie fast achromatisch. Die innere Polplatte der in Fig. 4 abgebildeten Spindel hat sich etwas gedreht, so daß die Fasern schwach spiralig verlaufen. Dies ist indessen ein Verhalten, das durchaus nicht als Regel zu betrachten ist. In Fig. 5 sind die Faserverdickungen vollständig verschwunden, und auf späteren Stadien sieht man nie mehr Überreste von ihnen, ganz im Gegensatz zu den Zellplatten der Furchungsspindeln, die noch lange nach Ablauf der Teilung sichtbar sind. Allerdings gibt Schleip an, daß auch bei den Ameisen die aus der Mittelplatte der ersten Richtungsspindel hervorgehenden Bildungen sehr bald verschwinden.

Die Chromosomen der inneren Polplatte zeigen von Anfang an viel mehr die Tendenz, sich zusammenzuballen als die der äußeren, des ersten Richtungskörpers. Auch in den vorgerückteren Stadien ist in diesem ein Zählen der Chromosomen häufig noch möglich. Was die Größe der einzelnen Dyaden anlangt, so sind alle untereinander ziemlich gleich groß. Bisweilen erscheint diese oder jene Dyade etwas größer als die übrigen, aber der Unterschied ist so minimal, daß sich bei der Kleinheit der Chromosomen nicht mit Sicherheit entscheiden läßt, ob es sich um konstant auftretende Unterschiede handelt oder um nur zufällige — vielleicht durch zufälliges Übereinanderliegen zweier Dyaden hervorgerufene — Erscheinungen. Daß überhaupt die Honigbiene für cytologische Unter-

suchungen ein sehr wenig günstiges Objekt ist, dürfte schon aus den Abbildungen genügend hervorgehen.

b) **Zweite Reifungsteilung und Teilung des ersten Richtungskörpers.**

Sobald die erste Richtungsspindel zerrissen ist (Fig. 5), bildet sich die innere Chromatingruppe zur Äquatorialplatte der zweiten Richtungsspindel um. Ein Ruhekern zwischen der ersten und zweiten Reifungsteilung fehlt also. Auch die Chromosomen des ersten Richtungskörpers ordnen sich in der Mitte einer Spindel an, und fast gleichzeitig (Fig. 6) beginnt in beiden Spindeln die Anaphase. Während die zweite Richtungsspindel fast senkrecht zur Oberfläche des Eies beträchtlich tiefer im Innern als die erste liegt, ist die Spindel des ersten Richtungskörpers schräg zur Oberfläche orientiert und liegt unmittelbar unter ihr. Die Lage der Spindel zur Oberfläche ist indessen nicht immer genau die gleiche; so liegt sie in Fig. 7 fast parallel zu ihr, in Fig. 8 steht sie nahezu senkrecht auf ihr. Auch die Lage der Teilungsprodukte des Richtungskörpers zueinander wechselt; meist liegt allerdings die periphere Hälfte höher, d. h. dem Vorderrande des Eies näher[1]), als die centrale (Fig. 6, 7, 8, 10, 11), es kann aber, wie Fig. 9 zeigt, auch das Umgekehrte der Fall sein.

Zum Zählen der Chromosomen eignet sich die zweite Richtungsspindel weniger als die erste. Denn im Stadium der Metaphase liegen die Chromosomen meist sehr dicht zusammen und in der Anaphase verklumpen sie gewöhnlich sehr bald. Immerhin waren einige Bilder (z. B. Fig. 7) doch klar genug, um mit einiger Sicherheit die Behauptung zuzulassen, daß jede der vier Chromatingruppen acht Chromosomen erhält. Auch hier habe ich wieder besonders auf Größenunterschiede der einzelnen Chromosomen geachtet, sowie auf die Anwesenheit eines Heterochromosoms. Es wäre ja denkbar, daß ein solches im Ei vorhanden wäre und vielleicht in den befruchteten und unbefruchteten Eiern verschieden auf die vier Chromatingruppen verteilt würde. Aber wenn ich es auch hier wieder unentschieden lassen möchte, ob geringe konstante Größendifferenzen zwischen den einzelnen Chromosomen verhanden sind, so halte ich es doch für ausgeschlossen, daß eine ungleiche Verteilung von Chromosomen erfolgt, vielmehr kommen auf jede der vier Chromatingruppen acht ungefähr gleichgroße Chromosomen.

In der Anaphase ballen sich, wie gesagt, die Chromosomen sehr bald zusammen; dabei fällt auf, daß die Chromosomen der beiden Hälften

[1]) Die Figuren der Taf. VII sind alle so orientiert, daß das Vorderende des Eies oben läge, wenn die Eier ganz gezeichnet würden.

des ersten Richtungskörpers nicht einen einheitlichen Chromatinballen bilden, sondern gewöhnlich je zwei zunächst noch getrennte Gruppen, jede aus vier Chromosomen bestehend (Fig. 8, 9, 10). Die Teilung des ersten Richtungskörpers eilt der zweiten Reifeteilung insofern etwas voraus, als in der Anaphase die Spindel des ersten Richtungskörpers viel früher zerreißt (Fig. 9). Die zweite Richtungsspindel zieht sich sehr stark in die Länge, ehe sie zerreißt (Fig. 10). Eine Mittelplatte oder auch nur die Spuren einer solchen beobachtet man während der zweiten Reifungsteilung nie. Dasselbe geben auch Henking (1892) und Schleip (1908) für Ameisen an.

Ein sehr charakteristisches Verhalten zeigt das Plasma während der Teilung des ersten Richtungskörpers. Wenn zu Beginn der Anaphase die Dyadenhälften des ersten Richtungskörpers getrennt werden, so ändern fast nur die Chromosomen der inneren Polplatte ihre Lage, während die der äußeren ihre ursprüngliche Lage ganz am Rande des Plasmas beibehalten. Wenn nun die centrale Hälfte des ersten Richtungskörpers gegen das Innere des Eies vorrückt, so staut sich gewissermaßen das körnige Plasma vor ihr und bildet einen Wall dichteren Plasmas zwischen ihr und dem zweiten Richtungskörper (Fig. 8, 9, 10, 11), der gerade in der entgegengesetzten Richtung, d. h. gegen den Rand hin, sich bewegt. Hinter der centralen Hälfte des ersten Richtungskörpers verliert infolgedessen das Plasma an Dichtigkeit und wir erhalten einen hellen Hof, der fast körnchenfrei ist. Ich habe gesagt, das Plasma staue sich bei dem Vorrücken der Chromatingruppe. Diese Erklärung gibt jedoch zunächst keine Antwort auf die Frage, wie es kommt, daß nur hier das Plasma sich staut, während es vor dem zweiten Richtungskörper oder dem späteren weiblichen Pronucleus sein Aussehen nicht im geringsten verändert. Es ist indessen, wie mir scheint, von Wichtigkeit zu beachten, daß bei dem Vorrücken der centralen Hälfte des ersten gegen den zweiten Richtungskörper sich zwei Kräfte entgegenwirken, daß aber, wie die Fig. 7—11 sehr schön zeigen, der zweite Richtungskörper — ähnlich wie die periphere Hälfte des ersten — nur ganz wenig seine ursprüngliche Lage (Fig. 7) verändert, er läßt gewissermaßen die centrale Hälfte des ersten Richtungskörpers zu sich herankommen. Daß wir es bei der geschilderten, regelmäßig auftretenden Plasmastruktur — von der übrigens Petrunkewitsch, der doch die gleiche Fixierungsflüssigkeit benutzte, nichts gesehen hat — nicht mit einem durch die Fixierung hervorgerufenen Kunstprodukt zu tun haben, geht wohl schon aus ihrem ganzen, unten weiter beschriebenen Verhalten zur Genüge hervor. Eine weitere Plasmaveränderung, so das Auftreten einer Plasma-

strahlung, beobachtet man nicht. Ebensowenig habe ich im Verlauf der Reifungsteilung jemals ein Centrosom oder ein Centriol — und das stimmt mit allen bisherigen Beobachtungen über die Eireifung der Insekten überein — feststellen können.

c) Die Umwandlung der Spermatozoen in männliche Vorkerne und die Kopulation der Pronuclei im Arbeiterinnenei.

Ehe wir das Verhalten der Richtungskörper und des weiblichen Vorkernes, der nach Zerreißen der zweiten Richtungsspindel (Fig. 10) alsbald aus der innersten Chromatingruppe hervorgeht (Fig. 11), betrachten, wollen wir die Umwandlung der Spermatozoen in männliche Vorkerne in den Arbeiterinneneiern verfolgen.

Untersucht man ein möglichst bald nach der Ablage fixiertes Arbeiterinnenei, also ein Ei, in dessen Keimbläschen — wie in Fig. 1 — die erste Richtungsspindel bereits angelegt ist, so findet man in der Nähe des vorderen Eipoles meist mehrere noch wenig veränderte Spermatozoen (Fig. 12). Als ich zum erstenmal solche noch ganz junge Arbeiterinneneier untersuchte und in allen die Spermatozoen fand, war ich nicht wenig überrascht. Denn Petrunkewitsch gibt bekanntlich an, daß »man den Spermakern erst dann sehen kann, wenn er schon eine Strahlung um sich gebildet hat . . . Dagegen kann der Spermakern ohne Strahlung bei seiner verhältnismäßig sehr kleinen Größe fast nie oder nur durch glücklichen Zufall gesehen werden, wenn er nämlich der ganzen Länge nach auf dem Schnitt liegt und nicht quer durchschnitten ist.« Es ist schwer verständlich, daß Petrunkewitsch diese langen, noch aus Kopf und Schwanzfaden bestehenden Samenfäden ganz übersehen hat, zumal, da selten weniger als drei in jedem Ei vorhanden sind. Es ist wohl so zu erklären, daß er, wie auch aus der von ihm gegebenen Tabelle ersichtlich ist, sein Augenmerk vornehmlich auf die Drohneneier gerichtet hat, auf deren Untersuchung es ihm ja vor allem ankam. Eier aus Arbeiterinnenzellen, in denen noch keine Spermastrahlung aufgetreten war, hat er, wie ebenfalls seine Tabelle zeigt, überhaupt nur 21 untersucht. Daß er ganz junge Eier nicht untersuchte, geht auch daraus hervor, daß er das von mir in Fig. 1 abgebildete Stadium nicht beobachtet hat. In seiner Fig. 13 gibt er allerdings eine Richtungsspindel wieder, die ich für ein entsprechendes Stadium halten möchte, aber dieses Ei stammte aus einer Drohnenzelle.

An eben in die Eier eingedrungenen Spermatozoen sind, wie gesagt, Kopf und Schwanz noch deutlich zu unterscheiden. Bei dem in Fig. 12 dargestellten Spermatozoon ist der Kopf noch fast unverändert. Der

Schwanzfaden ist nicht so lang wie der der Spermatozoen, welche sich noch in der Samenblase der Königin befinden. Es ist also möglich, daß nur ein Teil des Schwanzfadens in das Ei eindringt; möglich wäre aber auch, daß der Schwanzfaden sich im Ei stark kontrahiert, ja diese Annahme halte ich für die wahrscheinlichere, da die Schwanzfäden der bereits in die Eier eingedrungenen Spermatozoen viel dicker erscheinen als die der noch im Receptaculum seminis befindlichen. Während die Spermatozoen immer tiefer in den Dotter eindringen, verändern sie sehr schnell ihr Aussehen. Zunächst quillt der Kopf auf und häufig zeigt er sich dann spiralig gedreht (Fig. 13), man sieht geradezu, wie er sich langsam durch die ihn umgebenden Dotterschollen hindurchschraubt. Daß von den Spermatozoen eine anziehende Wirkung auf das Plasma ausgeübt wird, wird ebenfalls sehr bald sichtbar. Von allen Seiten fließt das Plasma heran und umgibt den Samenfaden, es entwickelt sich die Spermastrahlung (Fig. 14). Der Schwanzfaden degeneriert jetzt sehr schnell, in Fig. 16 sieht man nur noch schwache Spuren von ihm. Das im Kopfe zusammengedrängte Chromatin lockert sich immer mehr auf und zeigt die Tendenz, sich hantelförmig an den beiden Enden des Kopfes anzusammeln (Fig. 14, 15), so daß man vermuten könnte, es erfolge eine Scheidung in zwei Gruppen. Eine vollkommene Trennung findet indessen nie statt, sondern früher oder später vereinigt sich das Chromatin wieder und bildet dann einen großen Ballen, der innerhalb einer mächtigen Strahlung, aber immer exzentrisch liegt (Fig. 16). Den Umfang einer solchen Strahlung — der Höhepunkt wird ungefähr zur Zeit der zweiten Reifungsteilung erreicht — gibt die Fig. 17 bei schwächerer Vergrößerung wieder; es liegen hier zwei Strahlungen auf einem Schnitt.

Die Umbildung des aus dem Spermakopf hervorgegangenen Chromatinballens in den männlichen Vorkern erfolgt ungefähr zu der gleichen Zeit, wo auch der weibliche Vorkern entsteht. Beide Vorkerne sind zunächst sehr klein, wachsen aber dann sehr schnell zu einer beträchtlichen Größe heran. Sobald der weibliche Vorkern gebildet ist, verläßt er das Richtungsplasma und wandert ins Innere des Eies. Hier trifft er auf einen der männlichen Vorkerne, mit dem er dann kopuliert (Fig. 18). Meist erfolgt die Kopulation ganz in der Nähe des Richtungsplasmas (Fig. 19). Daß der weibliche Pronucleus dem männlichen so weit entgegenwandert, wie es Petrunkewitsch in seinem Schema (1901, S. 889) darstellt, dürfte nur ganz ausnahmsweise vorkommen, vielleicht dann, wenn zufällig einmal nur ein Spermatozoon in das Ei eingedrungen ist. Dort, wo die Kopulation stattfindet, erfolgt auch die Umbildung zur ersten Furchungsspindel.

Im Drohnenei verläßt der gereifte Eikern ebenfalls das Richtungsplasma und wandert ins Eiinnere. Da aber das Ei unbefruchtet abgelegt worden ist, trifft er nicht mit einem männlichen Vorkern zusammen. Er wandert quer durch das ganze Ei und gelangt schließlich bis zum Rand der konkaven Seite des Eies (Fig. 20). Erst hier — man möchte sagen: nach dieser vergeblichen Suche nach einem männlichen Vorkern — bildet er sich zur ersten Furchungsspindel um. Diese Wanderung des weiblichen Vorkernes im unbefruchteten Ei findet regelmäßig statt, und die Lage der ersten Furchungsspindel im unbefruchteten Ei einerseits, im befruchteten anderseits ist so charakteristisch, daß man, wenn man auf diesem Stadium befindliche Eier vor sich hat, schon allein hiernach beurteilen kann, ob man es mit Drohnen- oder Arbeiterinneneiern zu tun hat.

d) Physiologische Polyspermie bei der Honigbiene.

Noch habe ich einiges über die Polyspermie nachzutragen. Bereits Blochmann (1889) fand, daß die Arbeiterinneneier häufig polysperm befruchtet werden, und dieselbe Beobachtung machte auch Petrunkewitsch (1901). Normale oder physiologische Polyspermie ist ja überhaupt bei Insekten schon häufig beobachtet worden, und auch in andern Klassen von Evertebraten und Vertebraten ist sie nicht selten oder gar die Regel. Meine Untersuchungen haben ergeben, daß auch bei der Honigbiene fast alle in Arbeiterinnenzellen abgesetzten Eier polysperm befruchtet sind. Die Zahl der in ein Ei eindringenden Spermatozoen schwankt zwischen drei und sieben. Nur in wenigen Fällen habe ich weniger als drei und ebenso selten mehr als sieben feststellen können; die Höchstzahl, die ich beobachtet habe, ist zehn. Diese Zahl dürfte ungefähr der Höchstzahl, welche überhaupt vorkommt, entsprechen; denn nach den schönen Untersuchungen Adams über »Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen« (1912) werden, so oft die »Spermapumpe« in Funktion tritt, »höchstens zehn bis zwölf Spermatozoen« durch den Samenblasengang zur Scheide befördert. Und da die zu befruchtenden Eier noch durch eine besondere Vorrichtung, die Eileiterklappe, mit dem Ende, an welchem sich die Mikropylen befinden, an die Mündung des Samenblasenganges gedrückt werden, so ist es wahrscheinlich, daß die in den Eiern gefundene Spermatozoenzahl gewöhnlich der von der Spermapumpe gelieferten entspricht.

Henking (1892) gibt für eine Reihe von Insekten, bei denen er Polyspermie beobachtet hat, an, daß die meisten Spermatozoen nicht bis in das Innere des Dotters vordringen, sondern im Randplasma des Mikro-

pylenpoles zugrunde gehen. Diese Angabe kann ich für die Honigbiene nicht bestätigen. Ich fand nie Samenfäden oder Überreste von ihnen im Keimhautblastem; alle gelangen in den Dotter, wo sie die Umbildung in männliche Vorkerne unter Erzeugung einer Spermastrahlung beginnen. Rückert, der als erster die physiologische Polyspermie — und zwar bei Selachiern — beobachtet hat (1891), vertritt die Auffassung, daß die Spermakerne sich gegenseitig abstoßen und folgert: »Wenn die Spermakerne sich abstoßen, so wird bei der Konkurrenz um den Besitz des Eikerns der diesem letzteren zufällig, d. h. infolge frühzeitigeren oder örtlich günstigeren Eindringens, am meisten genäherte Spermakern seine Genossen in Entfernung vom Eikern halten, und infolgedessen als einziger Spermakern mit diesem kopulieren. Damit war die wichtigste Erscheinung der Befruchtung des physiologisch polyspermen Eies erklärt: die monosperme Kopulation der Vorkerne« (1899, 1910). Auch bei der Honigbiene kommt es nie vor, daß zwei Spermakerne sehr nahe beieinanderliegen oder etwa gar eine einheitliche Strahlung erzeugen. Sobald die Spermatozoen durch die Mikropylen in das Ei eingedrungen sind, breiten sie sich in dem vorderen Drittel des Eies aus, und wenn man auch bisweilen (Fig. 17) mehrere Strahlungen auf einem Schnitt findet, so habe ich doch nie beobachtet, daß diese Strahlungen einander auch nur berühren. Wenn auch deutliche »Spermakernstraßen« bei unserem Objekt nicht zu sehen sind, die bei den Selachiern so schön das Abstoßungsvermögen der Spermatozoen demonstrieren, so glaube ich doch auf Grund der mitgeteilten Befunde behaupten zu dürfen, daß hier die Spermatozoen die gleiche Eigenschaft besitzen. Natürlich kopuliert auch bei der Honigbiene immer nur ein männlicher Vorkern mit dem weiblichen, und zwar der dem Richtungsplasma zunächstliegende. Wenn sich die erste Furchungsspindel ausbildet, wandeln sich die nicht zur Kopulation gelangten Spermakerne ebenfalls in Spindeln um. Die Teilung der Spermakernspindel — Fig. 25 gibt eine solche wieder — wird indessen nie durchgeführt. Von vornherein sieht man den Spindeln an, daß es degenerierende Gebilde sind. Von den Furchungsspindeln unterscheiden sie sich zunächst durch das Fehlen der Centrosomen und Centriolen. Durch die Vereinigung des einen Spermakernes mit dem Eikern scheinen diese — eine wirkliche Verschmelzung der beiden Vorkerne findet nicht statt — die Herrschaft über die übrigen Spermakerne zu gewinnen, »der Kampf zwischen den Kernen, der« — um ein Bild Rückerts zu gebrauchen — »früher mit gleichen Waffen geführt wurde, ist jetzt ein ungleicher.« Während im Verlauf der Eireifung die Spermastrahlung bei allen Spermakernen gleichstark entwickelt war, erschlaffen jetzt gewissermaßen bei

den übriggebliebenen die Kräfte, die Strahlung geht zurück und verschwindet in kurzer Zeit vollständig. Wenn sich die zweite Furchungsteilung vorbereitet — die Fig. 25 lieferte ein Ei, das sich auf diesem Stadium befand —, so findet man noch immer die Spermakernspindeln, aber die meisten sind über das Stadium der Äquatorialplatte nicht oder nur wenig hinausgekommen und nur noch von einer kleinen Plasmaansammlung umgeben. Die letzten Reste werden sehr bald vollkommen resorbiert. Damit ist wohl auch eine Vermutung hinfällig, die Goldschmidt vor einiger Zeit (1910) geäußert hat, übrigens auch selbst nicht mehr vertritt. Er erwog die Möglichkeit, daß die Polyspermie für die Geschlechtsbestimmung von Bedeutung sei: Ist zur Erzeugung von weiblichen Individuen ein Überschuß von Trophochromatin nötig, so kann dieser durch überzählige Spermatozoen dem Ei zugeführt werden. »Es würden also aus trophochromatisch ungenügenden Eiern, d. h. unbefruchteten oder normal, aber nur monosperm befruchteten, Drohnen entstehen und nur aus physiologisch polyspermen Weibchen.« Bei der Honigbiene dürfte den überzähligen Spermatozoen keine weitere Bedeutung zukommen[1]).

e) Dauer der Eireifung.

Die Dauer der Eireifung läßt sich natürlich nur ungefähr ermitteln. Meine Beobachtungen stimmen in diesem Punkte mit denen Petrunkewitschs überein, der angibt, daß das Stadium der ersten Furchungsspindel in 3—4 Stunden alten Eiern erreicht wird. Auf dem Stadium der ersten Richtungsspindel verweilen die Eier ziemlich lange, während die zweite Reifungsteilung sehr schnell abläuft. Die Befruchtung scheint auf die Schnelligkeit der Entwicklung keinen Einfluß zu haben. Nach Petrunkewitsch sollen indessen in den von Arbeiterinnen stammenden Eiern die Eireifungsprozesse viel langsamer ablaufen, eine Angabe, deren Richtigkeit er allerdings in seiner zweiten Arbeit selbst sehr in Zweifel zieht, da es sich herausstellte, daß die Zeitangaben Dickels, von dem das Material stammte, häufig ganz falsch waren. Die Zahl der von Arbeiterinnen abgesetzten Eier, welche mir zur Verfügung standen, war nicht groß genug, um diese Frage mit Sicherheit zu entscheiden, immerhin muß ich es für sehr unwahrscheinlich halten, daß der erwähnte Unterschied zwischen den Arbeiterinnen- und Königinnen-Drohneneiern besteht.

Noch einen andern Unterschied zwischen diesen beiden Sorten von Drohneneiern führt Petrunkewitsch an. In einigen Arbeiterinnen-

[1]) Montgomery (1908) hält es für möglich, daß bei *Theridium*, einer Spinne, bei der er normale Polyspermie beobachtete, "certain cells of the later blastoderm might descend from supernumerary sperm nuclei".

Drohneneiern fand er in der ersten Richtungsspindel die doppelte Chromosomenzahl, nämlich 32 statt 16. Die Arbeiterinnen-Drohneneier, welche ich untersuchte, unterscheiden sich, so weit sich die Chromosomenzahl überhaupt feststellen ließ, auch in diesem Punkte nicht von den Königinnen-Drohneneiern. Trotzdem möchte ich aus weiter unten zu besprechenden Gründen das Vorkommen der doppelten Chromosomenzahl sehr wohl für möglich halten. Eine dritte Besonderheit der Arbeiterinnen-Drohneneier sollte endlich noch die sein, daß in ihnen die Derivate der Richtungskörper zugrunde gehen, während sie ja in den Königinnen-Drohneneiern die Geschlechtszellen liefern sollen. Auch mit diesem Punkt werden wir uns späterhin noch näher beschäftigen.

Zum Schluß dieser Darstellung der Eireifungs- und Befruchtungsprozesse in den Bieneneiern sei noch erwähnt, daß ich in allen aus Arbeiterinnen- oder Weiselzellen stammenden bis zu 4 Stunden alten Eiern Spermatozoen bzw. männliche Vorkerne fand, niemals indessen in einem einer Drohnenzelle entnommenen Ei. Unter den etwa 1200 Eiern, die ich im ganzen untersuchte, waren ungefähr 200 aus Drohnenzellen stammende, die das Stadium der ersten Furchungsspindel noch nicht erreicht hatten. Die Umwandlung der Spermatozoen in männliche Vorkerne und die Kopulation der Pronuclei studierte ich an fast ebenso vielen Arbeiterinnen- und Königinneneiern.

Daß Petrunkewitsch einmal in einem einer Drohnenzelle entnommenen Ei Sperma fand, beweist nicht, daß gelegentlich auch aus befruchteten Eiern sich männliche Tiere entwickeln, sondern diese Tatsache findet ihre Erklärung darin, daß die Bienenkönigin sich bisweilen »irrt« und statt eines »Drohneneies« ein »Arbeiterinnenei« in eine Drohnenzelle legt oder umgekehrt. Besonders bei älteren Königinnen beobachtet man solche »Irrtümer« häufiger.

3. Das Schicksal der Richtungskörper.

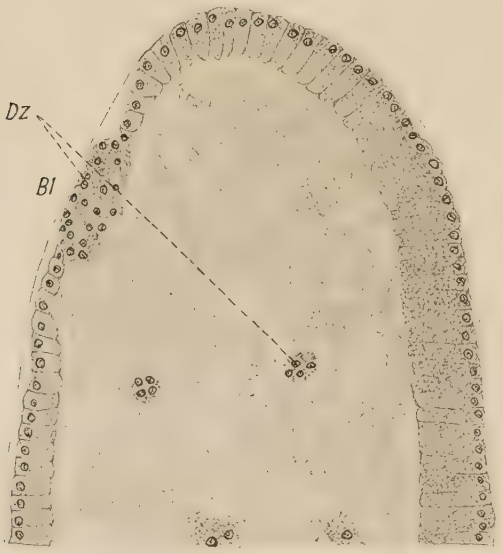
Verfolgen wir nunmehr das Schicksal der Richtungskörper in den verschiedenen Eiern. Das letzte Stadium, das wir betrachtet haben, war das in Fig. 11 wiedergegebene. Ein ähnliches Stadium zeigt Fig. 21. Der zweite Richtungskörper und die centrale Hälfte des ersten haben sich einander weiter genähert und sind nur noch durch die beschriebene dichtere Plasmaansammlung voneinander getrennt. Die periphere Hälfte des ersten Richtungskörpers hat ihre ursprüngliche Lage nicht verändert; sie wird in kurzer Zeit in allen Eiern resorbiert. In Fig. 22 ist der zweite Richtungskörper mit der centralen Hälfte des ersten verschmolzen, es ist der »Richtungskopulationskern« Petrunkewitschs entstanden, der

16 Chromosomen enthält. Gegenüber Petrunkewitsch muß ich indessen nachdrücklich betonen, daß von einem »Kern« eigentlich gar nicht die Rede sein kann. Denn ebensowenig wie vorher die beiden Chromatingruppen sich in Kernbläschen umgewandelt haben, tun sie das nach ihrer Verschmelzung. In diesem Verhalten sehe ich das erste Anzeichen dafür, daß auch diese Produkte der Reifungsteilungen Abfallstoffe sind, die zwar noch einige »Lebenskraft« in sich tragen, denen aber eine weitere Bedeutung ebensowenig zukommt wie den überzähligen Spermakernen. Die weiteren Befunde beweisen die Berechtigung dieser Ansicht. Ungefähr zu derselben Zeit, wo sich die erste Furchungsspindel ausbildet, wandelt sich auch der »Richtungskopulationskern« in eine Spindel um (Fig. 23). Die im Verlaufe der Teilung des zweiten Richtungskörpers entstandene Plasmaverdichtung sowie der helle Hof sind inzwischen fast vollständig verschwunden, die Plasmakörnchen haben sich wieder gleichmäßig verteilt. Die Lage der Spindel des »Richtungskopulationskernes« welchselt sehr; bald liegt sie senkrecht zur Eioberfläche, bald parallel, bald mehr oder weniger schräg zu ihr. Ebenso wie bei den Spindeln der überzähligen Spermakerne fehlen auch bei ihr im Gegensatze zu den Furchungsspindeln Centrosomen und Centriolen sowie jegliche Plasmastrahlung. Besonders auffallend ist die Größe der Spindel. Zur Bildung einer regelrechten Äquatorialplatte kommt es nie, sondern die Chromosomen liegen in der Metaphase unregelmäßig über den mittleren Teil der Spindel verstreut (Fig. 24). Ihre Zahl beträgt — ich befinde mich mit dieser Angabe in Übereinstimmung mit Petrunkewitsch — 32; in Fig. 24 ist sie deshalb etwas größer, weil einzelne Chromosomen sich offenbar bereits geteilt haben. Nach den vorausgegangenen Ausführungen hätten wir in der Äquatorialplatte eigentlich die Chromosomenzahl 16 erwartet, da ja der »Richtungskopulationskern« durch Verschmelzung von 8 + 8 Chromosomen entstanden ist. Das plötzliche Auftreten von 32 Chromosomen ist so zu erklären, daß die Chromosomen der Richtungsspindel »Sammelchromosomen« darstellen, die nach den Reifungsteilungen wieder in Chromosomen von niedrigerer Wertigkeit zerfallen, ein Vorgang, mit dem wir uns weiter unten noch eingehend beschäftigen werden.

Auch in der Anaphase bilden die Tochterchromosomen keine einheitlichen Platten, sondern liegen wie in der Metaphase sehr verstreut (Fig. 45). Ihre Zahl läßt sich in diesem Stadium nicht mehr feststellen, da meist mehrere Chromosomen mit einander verklebt sind. Auch ist die Verteilung der Chromosomen auf die beiden Polplatten gewöhnlich keine gleichmäßige. Vielleicht ist dies darauf zurückzuführen, daß einige

Chromosomen nicht mehr die Fähigkeit besitzen, sich zu teilen. »Ob die Teilungshälften dieser Spindel ruhende Tochterkerne geben«, schreibt Petrunkewitsch, »konnte ich nicht feststellen«. In der Tat findet eine Bildung von Ruhekernen nicht statt, sondern wenn die Spindel zerrissen ist, liegen im Richtungsplasma zwei selbständige Tochterspindeln (Fig. 46), die noch mehr den Eindruck degenerierender Gebilde machen als die erste Spindel. Infolge der ungleichen Verteilung der Chromosomen ist die eine Spindel gewöhnlich kleiner als die andre. Auch in diesen

Textfig. 1.



Sagittalschnitt durch ein Bienenei, Blastodermstadium. *Bl* Blastoporus, *Dz* Dotterzellen. Nach O. Dickel.

Spindeln kommt es nicht zur Ausbildung einer normalen Äquatorialplatte.

Das Stadium der Tochterspindeln wird meist erst erreicht, wenn die Furchung schon sehr weit fortgeschritten ist, ebenfalls ein Zeichen für die degenerative Natur dieser Gebilde. Häufig teilen sie sich noch weiter, so daß wir, wenn wir ein Ei untersuchen, dessen Furchungskerne im Begriff stehen, zur Blastodermbildung an die Peripherie zu wandern, bisweilen vier und mehr spindelähnliche Gebilde im Richtungsplasma finden. Fig. 47 zeigt die ungleichen Tochterspindeln in der Anaphase. Wenn die Furchungskerne an der Peripherie anlangen, verdrängen sie das Richtungsplasma und mit ihm die Derivate der Richtungskörper, die dann schließlich unter dem Blastoderm liegen (Fig. 48). Meistens

sind jetzt nur noch schwache Spuren in Form von mehr oder weniger großen Chromatinkörnchen sichtbar, die mitunter an die von Petrunkewitsch beschriebenen »doppelten Kerne« erinnern. Auf den weiter fortgeschrittenen Stadien der Blastodermbildung sind indessen auch diese letzten Spuren der Derivate der Richtungskörper verschwunden, mögen nun die Eier aus Drohnen-, Arbeiterinnen- oder Weiselzellen stammen.

Wenn Petrunkewitsch angibt, daß »in befruchteten Eiern sowie

Textfig. 2.

Sagittalschnitt durch ein Drohnenei, Blastodermstadium. *Dz* Dotterzellen, *Rz* Zellen, die vom Richtungskopulationskern stammen. — Nach Petrunkewitsch.

in Arbeitsdrohneneiern der Richtungskopulationskern sich zu einer Spindel umbildet, diese aber einfach zugrunde geht oder eine bis vier Zellen liefert, die aber immer Zerfallserscheinungen des Chromatins aufweisen und schließlich auch zugrunde gehen«, so kann ich die Richtigkeit dieser Angaben völlig bestätigen. Wenn er aber weiter angibt, daß »im Drohnenei aus diesem Richtungskopulationskern durch dreifache Teilung acht Zellen mit doppelten Kernen entstehen«, die schließlich die Geschlechtszellen der männlichen Tiere liefern, so hat er sich m. E. durch eine vorgefaßte Meinung — eine »Laboratoriumshypothese«, wie Wheeler (1904) sagt — verleiten lassen, etwas zu sehen, was in Wirklichkeit gar nicht vor-

handen ist. "Even in his first paper", schreibt Wheeler sicher mit Recht, "there is no satisfactory evidence to show that the cells regarded as derivatives of the polar bodies in the figures on plate 4 are really such, and not dividing cleavage cells or possibly vitellophags . . . When we take up the second paper we wonder how anybody could regard the figures there presented as even an adumbration of proof that the testes of the drone are developed from the polar bodies[1])."

Und nun möge auch noch der Beweis folgen, daß tatsächlich die von Petrunkewitsch in seiner zweiten Arbeit als »*Rz*-Zellen« bezeichneten Gebilde keine Abkömmlinge der Richtungskörper sind. Diesen Beweis hat bereits kurz nach Erscheinen der Arbeit Petrunkewitschs O. Dickel (1904) in seinen »Entwicklungsgeschichtlichen Studien am Bienenei« erbracht. Da er aber an keiner Stelle seiner Arbeit hierauf aufmerksam macht, so wird man annehmen müssen, daß er sich dieser Feststellung gar nicht bewußt geworden ist.

Textfig. 1 ist der Arbeit von O. Dickel entnommen und gibt einen Sagittalschnitt durch ein Ei wieder, das sich auf dem Blastodermstadium befindet. Auf der linken Seite sehen wir den Blastoporus (*Bl*), an dem sich ein Dotterzellensyncytium (*Dz*) angelagert hat. Außerdem liegen im Dotter zahlreiche weitere Gruppen von Dotterzellen (*Dz*). Und nun vergleiche man damit die Textfig. 2, die aus der Arbeit von Petrunkewitsch stammt! Das abgebildete Ei befindet sich nahezu auf dem gleichen Stadium wie das von O. Dickel wiedergegebene. Außen sehen wir wieder das einschichtige Blastoderm und oben links den Blastoporus, im Innern zahlreiche Gruppen von Dotterzellen (*Dz*) und am Blastoporus wieder jenes Zellensyncytium (*Rz*). Nach Petrunkewitsch sind aber diese Zellen keine Dotterzellen, sondern es sind eben jene »*Rz*-Zellen«, die Abkömmlinge des »Richtungskopulationskernes«, die zukünftigen Geschlechtszellen. Ich habe die Bildung der Dotterzellen und ihr Verhalten bis zu diesem Stadium genau verfolgt — bei Beschreibung der Furchung und Blastodermbildung werde ich näher hierauf eingehen —, und ich muß O. Dickel vollkommen Recht geben: Die im Blastodermstadium am Blastoporus liegenden Syncytien sind Dotterzellen, stehen also zu den Richtungskörpern in keiner Beziehung. Sie finden sich in den befruchteten und unbefruchteten Eiern in gleicher Weise, nicht, wie Petrunkewitsch angegeben hat, nur in den letzteren.

---

[1]) Von mir gesperrt. H.N.

4. Furchung und Blastodermbildung.

a) Die Chromosomenzahl in den Furchungsspindeln der unbefruchteten und der befruchteten Eier.

Den gereiften Eikern haben wir im befruchteten Ei bis zu seiner Kopulation mit einem männlichen Vorkerne, im unbefruchteten auf seiner Wanderung bis zum konkaven Eirande verfolgt. Es interessiert uns nun zunächst, wie sich bei der Furchung im unbefruchteten Ei die Chromosomen verhalten. Ist es tatsächlich so, wie Petrunkewitsch angegeben hat, d. h. verdoppeln sich im Drohnenei die Chromosomen, so daß auch hier die Furchungskerne die normale Chromosomenzahl — 16 — enthalten? Fig. 29 zeigt uns die Äquatorialplatte einer Furchungsspindel im unbefruchteten Ei, und wir zählen in der Tat mehr als acht — etwa 16 — Chromosomen. Sicherer läßt sich die Zahl feststellen, wenn man eine quergeschnittene Spindel vor sich hat, in der die Polplatten bereits gebildet sind und auf zwei aufeinanderfolgenden Schnitten liegen, wie in Fig. 30 *a* und *b*. Jede Polplatte enthält hier 16 ungefähr gleich große Chromosomen. Es findet also in der Tat eine Verdoppelung der Chromosomenzahl statt.

Nach Petrunkewitsch — und das ist ja zunächst auch das Wahrscheinlichste — besitzen die Furchungskerne der befruchteten Eier ebenfalls die »normale« Chromosomenzahl 16. Dem ist indessen nicht so, wie ein Blick auf die Figuren 34 und 36 lehrt. Im befruchteten Bienenei findet vielmehr ebenfalls eine Verdoppelung der Chromosomenzahl statt, so daß hier die Äquatorialplatte (Fig. 34) — und ebenso jede Polplatte (Fig. 36 *a* und *b*) — einer Furchungsspindel nicht 16, sondern 32 Chromosomen enthält. Die Chromosomen der Reifungsteilungen des Eies sind also »Sammelchromosomen«, die nach der Reifung wieder in Chromosomen von niedrigerer Wertigkeit zerfallen.

Die Chromosomen der Furchungsspindeln sind allerdings außerordentlich klein, und Spindeln, die ein einigermaßen sicheres Zählen der chromatischen Elemente erlauben, — in der Anaphase verklumpen die Chromosomen sehr bald und Bilder wie die Fig. 30 und 36 können nur ganz frühe Furchungsspindeln liefern —, sind sehr selten, und es sei zugegeben, daß man meist darüber streiten kann, ob z. B. eine Spindel 32 oder aber einige Chromosomen mehr oder weniger enthält. Ganz außer Frage steht indessen, daß in den Furchungsspindeln der unbefruchteten Eier die Chromosomenzahl beträchtlich größer als acht, in denen der befruchteten größer als 16 ist. Selbst wenn man Spindeln vor sich hat, die ein Zählen der Chromosomen nicht gestatten, so ist doch der Unter-

schied zwischen den beiden Spindeln kaum zu verkennen. Umso auffälliger ist es, daß Petrunkewitsch ihn gar nicht bemerkt hat. Es findet diese Tatsache wohl wieder darin ihre Erklärung, daß für ihn die befruchteten Eier nicht das Interesse boten wie die unbefruchteten, in denen er ja die Verdoppelung nicht nur im Furchungskern, sondern in gleicher Weise auch im »Richtungskopulationskern« richtig beobachtet hat.

b) Kern- und Zellgröße in den befruchteten und den unbefruchteten Eiern.

Die Feststellung, daß die Furchungsspindeln der befruchteten Eier eine doppelt so große Chromosomenzahl besitzen wie die der unbefruchteten, legte es nahe, die Kernplasmarelation in den Arbeiterinnen- und Drohneneiern zu untersuchen und zu vergleichen. Bekanntlich hat Boveri (1905) festgestellt, daß die Kerne künstlich zur Entwicklung gebrachter parthenogenetischer Seeigellarven (thely- sowie auch arrhenokaryotischer Larven), die nur die reduzierte Chromosomenzahl besitzen, kleiner sind als die Kerne normaler Larven (amphikaryotischer Larven), und die normaler Larven kleiner als Kerne, die die doppelte Normalzahl besitzen (diplokaryotische Larven). Die Messung ergab, daß »die Kernoberfläche der Chromosomenzahl direkt proportional ist«. Das Resultat meiner diesbezüglichen Untersuchung ist, um es gleich vorwegzunehmen, daß zwar ein Unterschied in der Größe der Kerne der Furchungszellen bei Drohnen und Arbeiterinnen besteht, der aber bei weitem nicht so deutlich hervortritt wie bei dem von Boveri untersuchten Objekte. Keinesfalls kann von einem gesetzmäßigen Größenunterschied die Rede sein.

Daß die zu den Untersuchungen verwandten Drohnen- und Arbeiterinneneier sich auf dem gleichen Entwicklungsstadium befinden müssen, ist selbstverständlich, genügt aber nicht, sondern die zu vergleichenden Kerne müssen entweder ganz kurz vor oder ganz kurz hinter der Teilung stehen, da die Kerne ihre Größe zwischen zwei Teilungen sehr erheblich verändern. Wie beträchtlich die Größenzunahme eines eben gebildeten Kernes bis zur nächsten Teilung ist, mögen die Fig. 26 und 32 für das unbefruchtete, die Fig. 33 und 38 für das befruchtete Ei demonstrieren. Sie zeigen zugleich, daß ein kurz vor der Teilung stehender Furchungskern im Drohnenei (Fig. 26) viel größer ist als ein Furchungskern im Arbeiterinnenei, der eben aus einer Teilung hervorgegangen ist (Fig. 38). Daß das Wachstum des Chromatins nicht mit dem des Kernes gleichen Schritt hält, geht, wie mir scheint, einmal aus der Größe des Kernwachstums hervor und zweitens aus der Schnelligkeit, mit der es erfolgt. Da im

Furchungsstadium die Teilung der Blastomeren meist an dem vorderen Pol beginnt, und gegen den hinteren zu allmählich fortschreitet, findet man in einem Ei, das bereits eine größere Zahl Furchungskerne besitzt, meist alle möglichen Teilungsstadien. Hier zeigt sich nun, daß ein eben gebildeter Kern nicht langsam bis zu einer bestimmten Größe wieder heranwächst, sondern er vergrößert sich zunächst rapide, verlangsamt dann sein Wachstum sehr, um ganz allmählich seinen größten Umfang zu erreichen. So stehen die in den Fig. 38 und 39 abgebildeten Furchungskerne — sie entstammen demselben Ei und liegen fast nebeneinander — erst kurze Zeit hinter der Teilung, trotzdem sind die beiden Furchungskerne der Fig. 39 bereits beträchtlich größer als die der vorhergehenden. Man muß dieses rapide Kernwachstum wohl auf Kosten einer Flüssigkeitsaufnahme setzen. Das Chromatinwachstum aber erfolgt in der Hauptsache in der Periode des langsamen Kernwachstums. Man wird Boveri vollkommen Recht geben, wenn er schreibt: »Das Chromatin, wie es in Gestalt der neuentstandenen Tochterchromosomen einer Zelle zufällt, ist junges Chromatin, es wächst nun bis etwa zum doppelten Volumen heran; jetzt ist es ausgewachsen, d. h. zu weiterem Wachstum unfähig, aber reif zur Fortpflanzung, in Gestalt der sich teilenden Mutterchromosomen. Ohne dieses Heranwachsen gibt es keine Teilungsfähigkeit, ohne Teilung kein neues Wachstum«. Kein neues Wachstum des Chromatins — gewiß, aber damit ist nicht gesagt, daß der Kern nicht noch weiter zu wachsen vermöchte, ehe er sich wieder teilt. Ebensowenig wie sein schnelles Wachstum nach der Teilung durch das Wachstum des Chromatins hervorgerufen wird, ebensowenig hält ihn das »ausgewachsene« Chromatin in seinem weiteren Wachstum zurück oder zwingt ihn, sich zur Spindel umzuwandeln. Das Verhalten der Dotterzellen zeigt dies sehr schön.

Bekanntlich sind die Furchungszellen anfangs alle untereinander gleich; es existiert bei der Honigbiene auch kein sogenannter »Keimbahnkörper«, wie ihn Silvestri (1906, 1908) bei einigen parasitischen Hymenopteren fand. Erst wenn die Furchungszellen ihre Wanderung an die Peripherie beginnen — man vergleiche die Darstellung der Furchung und Blastodermbildung bei O. Dickel (1904) —, macht sich ein Unterschied zwischen diesen und einigen zurückbleibenden Zellen, den Dotterzellen, bemerkbar. »Zunächst unterscheiden sie sich«, schreibt O. Dickel, »kaum von den blastodermbildenden Zellen. Erst wenn diese bis ziemlich an die Peripherie vorgedrungen sind, macht sich ein beträchtlicher Größenunterschied bemerkbar . . . Diese Tatsache findet ihre Erklärung in der außerordentlichen Vermehrung der Furchungskerne.« Die Dotter-

kerne teilen sich in der Tat zunächst nicht, sondern wachsen bis zu einer enormen Größe heran (Fig. 44), enorm im Vergleich zu den Kernen der das Blastoderm bildenden Zellen, die bei weitem nicht mehr die Größe erreichen wie der in Fig. 40 wiedergegebene Furchungskern, welcher gerade die Wanderung an die Peripherie begonnen hat. Was an den Kernen der großen Dotterzellen auffällt, ist ihre Chromatinarmut. — Ein ganz ähnliches Verhalten der Dotterkerne beschreibt Saling (1907) für *Tenebrio molitor*. — Ganz besonders deutlich tritt diese Chromatinarmut hervor, wenn wir einen solchen Dotterkern (Fig. 44) mit einem ungefähr die gleiche Größe erreichenden frühen Furchungskern (Fig. 26) vergleichen. Das ist eben der wesentliche Unterschied zwischen diesen beiden Kernen, daß der letztere — ich möchte sagen normalerweise so groß wird, während der Dotterkern noch weiter wächst, wenn das Chromatin bereits ausgewachsen, also zur nächsten Teilung bereit ist.

Wenn wir nun aber zwei Kerne miteinander vergleichen, die sich, soweit das eben zu bestimmen möglich ist, tatsächlich auf dem gleichen Stadium befinden, etwa die der Fig. 26 und 33, so ist immerhin ein nicht unwesentlicher Unterschied in der Größe zwischen den beiden Furchungskernen bemerkbar. Es sei noch ausdrücklich hervorgehoben, daß ich nicht etwa einen besonders großen Furchungskern im befruchteten Ei und einen besonders kleinen im unbefruchteten herausgesucht habe, sondern der Unterschied in der Größe fiel mir erst auf, als ich sie bereits gezeichnet hatte. Auch die Kerne der Fig. 32 und 38 differieren in der Größe, ja man möchte fast, wenn man die Centriolen vergleicht, die Fig. 32 und 39 für gleiche Stadien halten.

Ein weiteres Gesetz von Boveri besagt: »Die Größe der Larvenzellen ist eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge, und zwar ist das Zellvolumen der Chromosomenzahl direkt proportional.« Auch dieses Gesetz läßt sich nicht ohne weiteres auf die Honigbiene anwenden. Bei Bildung der ersten Furchungsspindel ist zwar ein Unterschied in der Plasmamenge im befruchteteten und unbefruchteten Ei vorhanden (Fig. 19 u. 20), der darauf zurückzuführen ist, daß im befruchteten Ei der männliche Vorkern eine anziehende Wirkung auf das Plasma ausübt, die sich in der Bildung einer kräftigen Plasmastrahlung äußert. In den späteren Furchungsspindeln ist indessen ein deutlicher Unterschied in der Plasmamenge in den verschiedenen Eiern nicht mehr nachweisbar.

Aber ist es überhaupt verwunderlich, daß die Boverischen Gesetze für die Honigbiene keine Geltung haben? Die Untersuchungen von Marcus (1906), Erdmann (1909) und Köhler (1912) haben ergeben, daß auch für die Echinodermen die Boverischen Gesetze nur bei gleichen

Bedingungen gelten. Z. B. »hängt die Kernplasmarelation in hohem Maße von der Temperatur ab« (Köhler). Nun berechtigt ja zunächst nichts zu der Annahme, daß die Drohneneier sich unter andern äußeren Bedingungen befinden als die Arbeiterinneneier. Immerhin ist dies nicht als ausgeschlossen zu betrachten; man denke nur daran, daß die Drohnenzellen beträchtlich größer sind als die Arbeiterinnenzellen. Aber die äußeren Bedingungen sind meiner Ansicht nach hier nicht einmal das Wichtigste. Man darf vielmehr ein Bienenei überhaupt nicht ohne weiteres mit einem Seeigelei vergleichen. Das Insektenei mit seinen großen Mengen der verschiedensten Nährsubstanzen, wie Dotter, Fett, Glykogen, mit seiner ungleichen Verteilung des Protoplasmas und der mit all dem zusammenhängenden superfiziellen Furchung bietet ganz andre Verhältnisse dar als das total-äqual sich furchende Seeigelei.

c) Centrosomen- und Centriolenfrage.

Im Jahre 1906 glaubte Kostanecki als Endergebnis einer ausführlichen Abhandlung »über die Herkunft der Teilungscentren der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei« feststellen zu können, daß »im befruchteten Ei sämtlicher Metazoen die Centriolen der ersten Furchungsspindel die direkten Abkömmlinge des vom Spermatozoon eingeführten Centriols sind. Die von dieser Regel statuierten Ausnahmen erweisen sich bei genauerer Prüfung als unhaltbar. »Zahlreiche Untersuchungen der letzten Jahre — es sei hier besonders auf die Experimente und Beobachtungen Lillies (1912) hingewiesen — haben indessen die Richtigkeit dieser zuerst von Boveri (1887) vertretenen Ansicht Kostaneckis sehr in Frage gestellt, und ganz im Gegensatz zu diesem kommt Lillie (1912) zu dem Resultat: "on can say without fear of successful contradiction that in no animal has it been shown that the sperm aster arises around an extranuclear centrosome of spermatic origin." Ich möchte auf Grund meiner Untersuchungen ebenfalls der Ansicht Kostaneckis entgegentreten, wenn ich auch zugeben muß, daß ich den direkten Beweis dafür, daß die Centriolen der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei nicht vom Spermatozoon stammen, nicht erbringen kann.

Ich habe bereits hervorgehoben, daß in den Reifungsspindeln weder ein Centrosom, noch ein Centriol zu sehen ist. Während der Furchung sind indessen beide Gebilde im unbefruchteten Ei in gleicher Weise wie im befruchteten sehr leicht nachweisbar. Schleip (1908) fand bei den Ameisen in den Furchungsspindeln der unbefruchteten Eier niemals Centriolen; »diese treten aber an den Spindeln im Blastoderm und ihrem Keimstreif stets mit außerordentlicher Deutlichkeit hervor«. Centro-

somen fand er auch in diesen nicht, jedoch legt er auf diese Beobachtung keinen besonderen Wert und bemerkt ausdrücklich, daß eine speziell darauf gerichtete Untersuchung zu einem andern Resultat führen könnte. Gegenüber den Angaben von Schleip für die Ameisen sei besonders betont, daß bei der Honigbiene Centrosomen und Centriolen im unbefruchteten Ei nicht etwa auch erst in einem späten Furchungsstadium oder gar erst während der Blastodermbildung auftreten. Ich habe erste Furchungsspindeln in unbefruchteten sowie in befruchteten Eiern beobachtet, in denen die Centriolen sehr deutlich waren, und zwar unterschieden sich die in unbefruchteten Eiern von denen in befruchteten in keiner Weise. Die Herkunft der Centriolen der ersten Furchungsspindel konnte ich leider nicht feststellen. Während der Umbildung der Spermatozoen in männliche Vorkerne in den Arbeiterinneneiern läßt sich innerhalb der Strahlungen kein Centriol nachweisen, und auch auf dem Stadium der Kopulation der beiden Vorkerne sucht man vergeblich nach ihm. Bemerkenswert ist ferner die Tatsache, daß die Spindeln der überzähligen Spermakerne die Centriolen vermissen lassen. Man könnte vielleicht einwenden, daß durch das Zusammentreffen eines männlichen Vorkernes mit dem weiblichen die Centriolen der übrigen männlichen Vorkerne inaktiviert und infolgedessen nicht mehr sichtbar werden, während das Centriol des kopulierenden männlichen Vorkernes seine Aktivität bewahrt. Aber wie dem auch sei, die Beobachtungen an Drohneneiern zeigen immerhin, daß die Centrosomen und Centriolen auch ohne das Vorhandensein eines Spermatozoons ganz in der gleichen Weise auftreten können, und das legt zum mindesten die Vermutung nahe, daß auch die der befruchteten Eier nicht direkt vom Spermatozoon stammen. Eine Vermutung über die Herkunft dieser Gebilde und über die Ursachen, welche ihr Sichtbarwerden bedingen, auszusprechen, halte ich vorläufig für zwecklos und möchte mit Lillie sagen, "we can only assert our profound ignorance of what these causes really are".

d) Die Teilung eines Furchungskernes.

Das erste Anzeichen für die baldige Teilung eines Kernes ist das Auftreten des Centrosoms (Fig. 26 und 33). Dieses ist ein ungefähr kreisrundes, homogenes, mit Eosin stark sich färbendes Gebilde, das sehr scharf gegen das körnige Plasma abgesetzt ist. Die beiden Centrosomen des zur Teilung sich anschickenden Kernes liegen auf entgegengesetzten Seiten und besitzen in ihrer Mitte je ein Centriol. Das Chromatin zeigt zunächst noch keinerlei Veränderung. Sehr bald aber bildet es

sich zu einem feinen Spirem um, und zugleich werden im Kern Spindelfasern sichtbar, die von Centrosom zu Centrosom verlaufen (Fig. 27). Das Spirem wird nun immer mehr in den Bereich der Spindel gezogen und verkürzt sich dabei zusehends, es differenzieren sich die einzelnen Chromosomen heraus (Fig. 28). Die Kernmembran ist bis zu diesem Stadium meist noch vollkommen intakt — daß sie bereits auf dem Stadium der Fig. 27, wie dort, sich auflöst, findet man selten —; jetzt verschwindet sie jedoch fast plötzlich, so daß dann die Spindel frei im Plasma liegt. Der durch Auflösung der Kernmembran dem Plasma zugänglich gewordene Kernraum wird von diesem ausgefüllt, indem sich die Körnchen in ihm ausbreiten. Da das Plasma erst allmählich hier seine gewöhnliche Dichte erlangt, sieht man zunächst noch einen etwas helleren Hof um die Spindel.

Die Centrosomen haben inzwischen große Umwandlungen durchgemacht. Den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreichen sie bereits vor Ausbildung des Spirems (Fig. 26 und 33). Während sich die Spindel bildet, nimmt die Größe der Centrosomen langsam ab, eine Tatsache, die entschieden zugunsten der Ansicht spricht, daß die Spindel ihre Entstehung den Centrosomen verdankt. Wenn die Chromosomen sich in der Mitte der Spindel angeordnet haben, wenn also die Spindelbildung ihren Endpunkt erreicht hat (Fig. 29 und 34), sind die Centrosomen nahezu vollständig verschwunden. Die Centriolen hingegen sind jederzeit sehr gut nachweisbar; in der Metaphase (Fig. 29 und 34) haben sie sich bereits geteilt. In diesem Stadium beginnt sich auch eine Plasmastrahlung zu entwickeln.

Die Spaltung der Mutterchromosomen in die Tochterchromosomen erfolgt nicht in der ganzen Äquatorialplatte gleichzeitig, sondern beginnt in der Mitte. Wenn die am Rande der Äquatorialplatte liegenden Chromosomen sich spalten, sind die Tochterchromosomen in der Mitte bereits ein wenig auseinandergewichen. Zu Beginn der Anaphase geben die Chromosomen immer ein sehr charakteristisches Bild, das Bild einer bikonvexen Scheibe. Ich habe dieses Stadium in Fig. 35 wiederzugeben versucht. In der Metaphase haben alle Chromosomen mehr oder weniger kugelige Gestalt. Wenn sie aber in der Anaphase an die Pole der Spindel gezogen werden, nehmen sie die Form kurzer Stäbchen an, indem sie sich ein wenig in die Länge ziehen; ihre Längsachse liegt dann immer in der Richtung der Spindelfasern. Sehr schnell lockern sie sich nun weiter auf und verschmelzen miteinander. Wenn sie an den Polen der Spindel anlangen, läßt sich daher ihre Zahl nicht mehr feststellen. Auch jetzt noch eilen die mittleren Chromosomen den übrigen voraus (Fig. 31 und 37).

In der Mitte der Spindel entsteht in der Anaphase regelmäßig eine Zellplatte (Fig. 31 und 37), deren Überreste noch zu sehen sind, wenn die Teilung des Kernes bereits vollendet ist (Fig. 32, 38, 39). Erst in diesem Stadium erreicht die Plasmastrahlung ihren Höhepunkt. Sie ist zwar auch in der Anaphase schon recht kräftig, aber wenn die Ruhekerne bereits wieder ausgebildet sind, reichen die Strahlen durch die ganze Zelle, und dort, wo sich die Zelle durchschnürt, berühren sich die Strahlen der beiden Centren. Während die neu gebildeten Kerne sehr schnell an Größe zunehmen, rücken die geteilten Centriolen auseinander, anfangs noch durch eine deutliche Centrodesmose (Fig. 32, 38, 39) miteinander verbunden. Sie trennen sich schließlich vollständig, um sich auf entgegengesetzten Seiten des Kernes aufzustellen. Die Centriolen sind also immer vorhanden, allerdings nicht immer leicht nachweisbar, da sie häufig dem Kern dicht anliegen und dann leicht mit Chromatinkörnchen verwechselt werden können. Treten nun schließlich um die Centriolen wieder die Centrosomen auf, so haben wir wieder das Stadium erreicht, das der Anlage der Spindel, also der Teilung, voraufgeht.

Die Teilungen verlaufen in den unbefruchteten Eiern in gleicher Weise wie in den befruchteten, nur sind in den letzteren die Spindeln in der Regel etwas breiter (Fig. 34), was auf die größere Chromosomenzahl zurückzuführen ist. Daß auch gewisse Größenunterschiede zwischen den Kernen vorhanden sind, habe ich bereits hervorgehoben.

Die Fig. 40—43 geben die Teilung eines Furchungskernes im unbefruchteten Ei wieder, der im Begriffe steht, zur Blastodermbildung an die Peripherie zu wandern. Abgesehen davon, daß die Kerne und Spindeln kleiner geworden sind, ist der Teilungsmodus ganz der gleiche geblieben wie bei den frühen Furchungsspindeln. Die Chromosomenzahl hat sich ebenfalls nicht verändert: die Äquatorialplatte enthält etwa 16 Chromosomen (Fig. 41). Dasselbe gilt für das befruchtete Ei; hier beträgt also die Chromosomenzahl wie früher 32.

e) Das Verhalten der Dotterzellen.

Über die Bildung der Dotterkerne auf diesem Stadium habe ich schon früher gesprochen. Es sei hier noch einiges über ihr weiteres Verhalten gesagt. Schon O. Dickel betonte, daß »die Kernteilungen stets auf karyokinetischem Wege erfolgen«. Ich kann diese Angabe bestätigen. Wenn sich das Blastoderm ausgebildet hat — man vergleiche die Textfig. 1 und 2 —, findet man im Innern zahlreiche Dotterzellen, häufig zu mehreren in Gruppen beisammen. Solche Zellgruppen, in denen von Zellgrenzen nichts zu sehen ist und die Kerne sehr zahlreich sind im

Verhältnis zum Plasma, legen allerdings die Vermutung nahe, daß die Kerne sich amitotisch vermehren. Ich fand indessen auch solche Zellgruppen bzw. deren Kerne in mitotischer Teilung, und zwar teilten sich alle Kerne zu gleicher Zeit, so daß in dem Syncytium mehrere regelrechte Spindeln lagen. Das Plasma der Dotterzellen zeigt vielfach die Tendenz, pseudopodienartige Fortsätze zu bilden, und in dem in den Textfig. 1 und 2 wiedergegebenen Stadium findet man nicht selten Dotterzellen, deren gesamtes Plasma in feinste Pseudopodien ausgezogen ist, die von dem in der Mitte liegenden Kern nach allen Seiten ausstrahlen. Solche Dotterzellen stehen offenbar auf dem Höhepunkt ihrer Funktion. Auf etwas späteren Stadien liegen ihre Kerne fast nackt im Dotter, ihr Plasma ist nahezu vollständig – ich möchte sagen verbraucht worden. Diese Dotterzellen haben damit ihre Aufgabe erfüllt, die übriggebliebenen Kerne verfallen der Degeneration. Die Dotterzellen scheinen indessen nicht alle an der Resorption des Dotters beteiligt zu sein, speziell die größeren Gruppen zeigen die obigen Veränderungen nicht. Sie sammeln sich größtenteils am Blastoporus an und bilden dann hier das von O. Dickel eingehend beschriebene große Syncytium, Petrunkewitschs »*Rz*-Zellen«. Nach O. Dickel beteiligen sich diese Zellen aller Wahrscheinlichkeit nach späterhin am Aufbau des Entoderms.

f) Die Chromosomenzahl in den Blastodermspindeln der unbefruchteten und der befruchteten Eier.

Das Studium der Blastodermmitosen, besonders die Feststellung der Chromosomenzahl, ist mit noch größeren Schwierigkeiten verbunden als in den früheren Stadien. Immerhin besitze ich eine Anzahl Präparate, die auch für dieses Stadium die Frage mit Sicherheit zu entscheiden gestatten, ob im Drohnenei die Blastodermspindeln 16 oder 32 oder gar 64 Chromosomen enthalten. In den Fig. 52 *a* und *b* habe ich die Polplatten einer Blastodermspindel eines Drohneneies abgebildet; in jeder Polplatte liegen ungefähr 16 Chromosomen. Es hat also keine weitere Vermehrung der Chromosomen stattgefunden. Auch im übrigen gleichen die Mitosen (Fig. 49—54) wieder vollständig den früheren. Fig. 54, das letzte Stadium der Teilung, die Durchschnürung der Zelle, zeigt besonders schön die Ausdehnung der Plasmastrahlen und legt die Annahme nahe, daß diese mit der Durchschnürung des Plasmas in engem Zusammenhange stehen.

Wie kam nun Petrunkewitsch zu der Angabe, daß gegen Ende der Furchung, also zu Beginn der Blastodermbildung, die Chromosomen weiter zerfallen und die Blastodermspindeln im unbefruchteten Ei 64 Chro-

mosomen enthalten? Selbst wenn man annehmen wollte, seine in Fig. 17 (1901) wiedergegebene Äquatorialplatte sei in Wirklichkeit keine solche, sondern es seien bereits die Tochterchromosomen, er habe also alle Chromosomen doppelt gezählt, könnten es nur 32 sein. Ich weiß nicht, wie viele Präparate Petrunkewitsch vorlagen, die eine einigermaßen sichere Feststellung der Chromosomenzahl in den Blastodermspindeln gestatteten, nach allen seinen Angaben und meinen Beobachtungen über die Schwierigkeit dieser Feststellung möchte ich indessen annehmen, daß es nur sehr wenige waren. Da man — trotz seiner zum genauen Zählen der Chromosomen nicht gerade sehr geeigneten Färbungsmethode — kaum glauben kann, daß er in dem Präparat, nach dem die Fig. 17 gezeichnet wurde, irrtümlicherweise statt 16 64 Chromosomen gezählt hat, so bleibt nur die Annahme übrig, daß bisweilen die Chromosomenzahl durch einen weiteren Zerfall der Chromosomen vergrößert werden kann, eine Annahme, die an Wahrscheinlichkeit gewinnt durch die Tatsache, daß auch Meves (1907) so hohe Chromosomenzahlen in den Follikelzellen des Hodens gefunden hat. »Ich schließe daraus«, schreibt Meves, »daß im Lauf der Entwicklung die 16 Chromosomen des Drohneneies in den somatischen Zellen jedes in vier, die 32 Chromosomen dagegen, die nach meiner Annahme im befruchteten Ei vorhanden sind, jedes in zwei zerlegt werden.« Vielleicht zeigen auch die verschiedenen Bienenrassen in diesem Punkte ein verschiedenes Verhalten.

Auch in den Eiern aus Arbeiterinnenzellen konstatierte ich in den Blastodermspindeln die gleiche Chromosomenzahl wie in allen Furchungsspindeln, also 32. Fig. 55 gibt eine Blastodermspindel aus einem befruchteten Ei im Stadium der Äquatorialplatte wieder.

5. Die Spermatocytenteilungen.

Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene haben durch Meves (1904, 1907) eine so ausgezeichnete und eingehende Beschreibung erfahren, daß es unnötig ist, hier auf Einzelheiten näher einzugehen; wir wollen uns vielmehr lediglich mit der Chromosomenzahl in den Reifungsspindeln im Hoden beschäftigen. Selbst dies könnte überflüssig erscheinen, da auch hierüber Meves genaue Angaben gemacht hat. Da jedoch auch Angaben über die Chromosomenzahl in den Spermatocytenteilungen existieren, die mit denen von Meves nicht vollkommen harmonieren, so schien es mir gut, mich an der Hand von eignen Präparaten über diese Frage zu orientieren und nachzuprüfen, ob wirklich in der Spermatogenese keine Bildung von Sammelchromosomen erfolgt. Die Untersuchungen wurden an Schnitt- und Ausstrichpräparaten durchgeführt.

In seiner ersten Mitteilung über die »Richtungskörperbildung im Hoden von Hymenopteren« (1904) hatte Meves angegeben, daß in der Äquatorialplatte der zweiten Spermatocytenteilung 16 Chromosomen auftreten. Mark and Copeland (1906) stimmen in diesem Punkte mit Meves vollkommen überein. Nicht so Doncaster, der in seiner ersten Mitteilung (1906 b) angab, daß in jede Spermatide nur acht Chromosomen kommen, eine Angabe, die er allerdings im folgenden Jahre (1907 b) dahin berichtigte, daß die acht Chromosomen der Polplatten der zweiten Reifungsteilung in Wirklichkeit Doppelchromosomen sind, daß also in jede Spermatide 16 Chromosomen kommen, von denen immer zwei sehr nahe beieinander liegen. Demgegenüber betont Meves in seiner aus-

Textfig. 3.

Textfig. 4.

Textfig. 5.

Zweite Spermatocytenteilung bei der Honigbiene, Anaphase. — Fig. 3 nach Doncaster, Fig. 4 nach Mark and Copeland, Fig. 5 nach Meves.

führlichen Arbeit (1907), daß »nicht acht zweiteilige Chromosomen (Dyaden) oder acht Paare von Tochterchromosomen vorhanden sind, sondern deren 16. Als (selbständige) Chromosomen zähle auch ich die Tochterchromosomen erst dann, wenn sie vollkommen voneinander getrennt, auf ihre Tochterzellen verteilt sind«.

Daß indessen die Feststellung der Chromosomenzahl in der Anaphase der zweiten Reifungsteilung nicht gerade leicht ist, zeigt ein Blick auf die betreffenden Abbildungen der genannten Autoren, die in den Textfig. 3—5 wiedergegeben sind. Doncaster (Textfig. 3) zeichnet ungefähr acht Chromosomen in jeder Polplatte. In der von Mark and Copeland stammenden Abbildung (Textfig. 4) ist ein Zählen der Chromosomen überhaupt nicht mehr möglich. Meves gibt in seiner Abbildung (Textfig. 5) in jeder Polplatte zwar mehr als acht Chromosomen wieder, aber die Zahl 16 wird weder in der einen noch in der andern erreicht, und

es ist auffällig, daß auch keine seiner übrigen Figuren die von ihm angegebene Chromosomenzahl 16 zeigt; meist sind es sogar beträchtlich weniger.

Sehen wir uns nun die Chromosomen in den Spermatocytenteilungen an eignen Präparaten an, und zwar an Hoden-Ausstrichpräparaten, die den Einwurf unmöglich machen, daß die Spindel angeschnitten ist und also nicht alle Chromosomen auf einem Schnitt liegen[1]).

Kurz vor dem Beginn der ersten Spermatocytenteilung sieht man im Kern deutlich 16 Doppelchromosomen (Fig. 56). Während der ersten Spermatocytenteilung, der Abschnürung der Cytoplasmaknospe, lassen sich die Chromosomen nur selten genau zählen, da die Kernmembran nicht aufgelöst wird und die chromatischen Elemente meist dicht gedrängt in dem spindelförmig in die Länge gezogenen Kern liegen (Fig. 57). Ist aber ein einigermaßen sicheres Zählen möglich, so findet man auch hier 16 Doppelchromosomen. Günstiger liegen die Verhältnisse während der zweiten Spermatocytenteilung. Hier bildet sich nach Auflösung der Kernmembran eine regelrechte Äquatorialplatte aus, die nun wieder 16 Doppelchromosomen enthält (Fig. 58). In der Abbildung läßt sich allerdings die wahre Chromosomenzahl schwer wiedergeben, weil gewöhnlich mehrere Chromosomen übereinander liegen und also in der Zeichnung mehr oder weniger zusammenfallen. In der Anaphase werden die Hälften der Dyaden getrennt, so daß auf jede Polplatte 16 Chromosomen entfallen (Fig. 59). In Fig. 59 und 60 stellt die obere Chromosomengruppe die Polplatte dar, welche in den zweiten Richtungskörper kommt; sie liegt im Ausstrichpräparat in einer höheren Ebene. Daß aber auch Doncaster nicht Unrecht gehabt hat, möge die Fig. 60 illustrieren. Häufig findet in der Tat eine paarweise Vereinigung von Chromosomen statt, wie sie Doncaster beschrieben hat, so daß man bei nur flüchtiger Untersuchung den Eindruck gewinnen kann, es gelangten nur acht Chromosomen in jede Spermatide. Die Chromosomenkoppelung ist indessen in den meisten Fällen nicht so innig, daß man die Doppelwertigkeit der einzelnen Chromosomen nicht mehr nachweisen könnte, wie ja ebenfalls schon Doncaster angegeben hat.

6. Die Ovogonienteilungen und die Differenzierung der Keimzellen.

Zum Schluß bleibt noch die Frage zu beantworten, ob die Bildung der Sammelchromosomen in den weiblichen Geschlechtszellen kurz vor

[1]) Daß die einzelnen Zellen im Ausstrichpräparat gewöhnlich etwas verzerrt sind und der »1. Richtungskörper« infolgedessen meist schlecht konserviert ist, ist für uns hier, wo es sich lediglich um die Chromosomenzahlen handelt, belanglos. Meves hat ja die Samenreifung bis in alle Details geschildert.

der Eireifung oder bereits in einem früheren Stadium erfolgt. Die Ovogonienteilungen mußten hierüber Aufschluß geben. Wir besitzen »über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin« eine Untersuchung von Paulcke (1901). Dieser beobachtete in der Endkammer der Eiröhren niemals Mitosen und schließt hieraus — da bei der großen Mengenzunahme der Zellen Teilungen in dieser Zone stattfinden müssen —, daß die Kerne sich hauptsächlich amitotisch vermehren. Die Richtigkeit dieser Angabe möchte ich bezweifeln, da ich zahlreiche vollkommen normale Mitosen fand. Die Mitosen sind allerdings auf eine sehr schmale Zone beschränkt und auch in dieser Zone findet man sie nicht gerade häufig. Das scheint mir indessen nur ein Beweis dafür zu sein, daß die Ovogonienteilungen sehr schnell ablaufen; Bilder, die für eine amitotische Vermehrung der Kerne sprechen, beobachtete ich niemals.

Gleich hier sei bemerkt, daß ich die übrigen Angaben Paulckes im großen und ganzen bestätigen konnte. Aber es zeigte sich im Laufe der Untersuchung, daß die Arbeit Paulckes nur ein ganz oberflächliches Bild der Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin gibt, und daß ihm so ziemlich alle interessanten Einzelheiten vollkommen entgangen sind. So schien es mir gut, die Eibildung bei der Honigbiene erneut möglichst eingehend zu untersuchen, eine Untersuchung, die ich in einer eignen Abhandlung zu veröffentlichen gedenke. Hier sei nur auf das uns an dieser Stelle speziell Interessierende näher eingegangen.

Das in Fig. 61 abgebildete Stadium zeigt die noch undifferenzierten »Keimzellen«[1]), die Ureizellen, aus denen erstens die Eizellen, sodann die Nährzellen und drittens die Follikelzellen hervorgehen. Die Eiröhre besitzt hier noch ein sehr geringes Volumen und die Keimzellen stehen senkrecht zu der Längsrichtung derselben in dicht gedrängter Reihe. Die nächsten Stadien bis zur Bildung der Nährkammern gleichen sehr den unlängst von Kern (1912) für einige Caraben beschriebenen Verhältnissen. Zunächst findet man hier wie dort eine Anzahl birnförmig gestalteter Zellen durch die sogenannten Plasmodesmen oder Zellkoppeln, mit Eisenhämatoyxlin stark färbbare Gebilde, zu einer Rosette vereinigt (Fig. 62).

Diese Zone interessiert uns ganz besonders, da sich in ihr die Mitosen finden. Die Chromosomenzahl — die Spindeln sind häufig sehr breit — konnte ich mit Sicherheit auf 16 bestimmen (Fig. 63). Daraus geht hervor, daß die Bildung der Sammelchromosomen in den weiblichen Ge-

[1]) Ich gebe hier die Differenzierung der Ei-, Nähr- und Epithelzellen aus indifferenten Elementen des Endfaches zunächst im Anschluß an Paulcke wieder. Auf die in letzter Zeit viel diskutierte Frage der unabhängigen Entstehung von Ei- und Nährzellen einerseits, Epithelzellen anderseits werde ich an andrer Stelle eingehen.

schlechtszellen auf diesem Stadium bereits erfolgt ist. Es enthalten demnach die Kerne der Ovogonien ebensoviel Chromosomen wie die der Spermatogonien. Daß aber in der Tat die Chromosomen der Ovogonien Sammelchromosomen darstellen, d. h. mehrwertig — und zwar zweiwertig — sind, während die Chromosomen der Spermatogonien nur einwertig sind, geht klar und deutlich aus der Befruchtung hervor, wo ein Spermakern mit 16 Chromosomen sich mit einem Eikern vereinigt, der aus nur acht Chromosomen entstanden ist.

Nach der Teilung der Keimzellen macht sich sehr bald eine Differenzierung derselben bemerkbar (Fig. 64). Die einen Keimzellen wachsen schneller heran als die übrigen, es sind die zukünftigen Eier. Die übrigen Keimzellen, Nährzellen und Follikelzellen, sind zunächst noch wenig voneinander verschieden. In den Nährzellen zeigt indessen das Chromatin bald weitgehende Veränderungen, und für die Follikelzellen ist charakteristisch, daß sie sich auch späterhin noch — und zwar mitotisch — vermehren. Auch in diesen Mitosen beträgt die Chromosomenzahl 16. »Noch ehe die scharfe Sonderung der Ei- und Nährkammern stattgefunden hat«, schreibt Kern von den Caraben, »beginnen die Nährzellen ihre secernierende Tätigkeit. Die Zellkoppeln, die sich in den jungen Eizellen bis zum Keimbläschen verfolgen lassen, funktionieren dabei als Nährbahnen, ähnlich wie dies von Günthert (1910) für *Dytiscus* angegeben wird. Die Nährbahnen stellen sich als feine, das früher erwähnte Stützgerüst unterbrechende Plasmastränge dar, die da, wo sie aus den Zellen hervor- oder in sie eintreten, ringförmige, mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz färbbare Verdickungen aufweisen. Im Speziellen sieht man solche Ringe auch da, wo die Plasmastränge in die Eizelle eintreten«. Ganz dasselbe gilt, wie Fig. 64 zeigt, auch für die Honigbiene. Nunmehr ordnet sich eine bestimmte Anzahl Nährzellen hinter einer Eizelle an, und durch eine Schicht Follikelzellen wird diese Gruppe von den übrigen Zellen getrennt, es erfolgt die Bildung der Nährkammern (Fig. 65), wie sie bereits Paulcke kurz beschrieben hat.

Allgemeiner Teil.

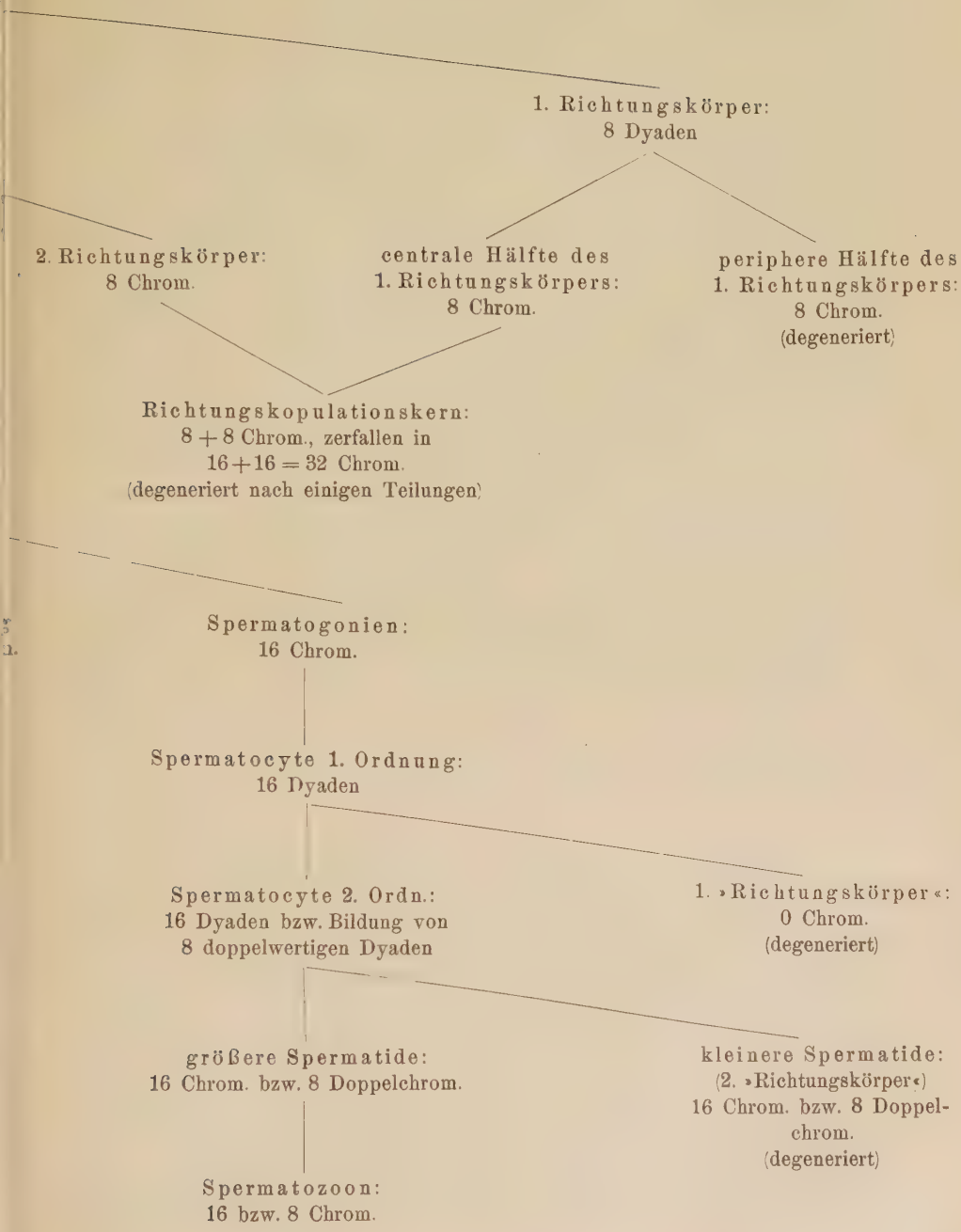
1. Die Chromosomenzahlen.

Die nebenstehende Tabelle möge noch einmal einen Überblick geben über das zunächst etwas kompliziert erscheinende Verhalten der Chromosomen bei der Honigbiene.

Schon im speziellen Teil habe ich darauf hingewiesen, daß in der Spermatogenese die Chromosomenkoppelung — wenn überhaupt eine

Ovocyte 1. Ordnung (Keim
16 Chrom. (8 Tetrade
Ovocyte 2. Ordnun
8 Dyaden
Spermakern:
16 bzw. 8 Chrom.
reifer Eikern:
8 Chrom.
♀
♂
Furchungskern:
Zerfall der 8 Chrom.
des Eikernes, sowie
der 8 des Sperma-
kernes in je 16, also
16 + 16 = 32
Furchungskern
Zerfall der 8 Chrom
in 16
Chromosomenkoppelung
in der Embryonalentwic
event. weiterer Zerfall der 16
in 32, 64
in der Embryonalentwicklung
event. weiterer Zerfall der 32 Chrom.
in 64
Ovogonien:
16 Chrom.
Ovocyte 1. Ordnung (Keimbläschen):
16 Chrom. (8 Tetraden)

m):


1. Richtungskörper:
8 Dyaden
2. Richtungskörper:
8 Chrom.
centrale Hälfte des
1. Richtungskörpers:
8 Chrom.
periphere Hälfte des
1. Richtungskörpers:
8 Chrom.
(degeneriert)
Richtungskopulationskern:
8 + 8 Chrom., zerfallen in
16 + 16 = 32 Chrom.
(degeneriert nach einigen Teilungen)
Spermatogonien:
16 Chrom.
Spermatocyte 1. Ordnung:
16 Dyaden
Spermatocyte 2. Ordn.:
16 Dyaden bzw. Bildung von
8 doppelwertigen Dyaden
1. »Richtungskörper«:
0 Chrom.
(degeneriert)
größere Spermatide:
16 Chrom. bzw. 8 Doppelchrom.
kleinere Spermatide:
(2. »Richtungskörper«)
16 Chrom. bzw. 8 Doppelchrom.
(degeneriert)
Spermatozoon:
16 bzw. 8 Chrom.

solche erfolgt — meist nicht so innig ist, daß man die Doppelwertigkeit der einzelnen Chromosomen morphologisch nicht mehr nachweisen könnte. Unterbleibt die Chromosomenkoppelung ganz, so liegen doch häufig die einzelnen Elemente paarweise beisammen, mit andern Worten: man findet alle Übergänge von 16 selbständigen Chromosomen in der zweiten Reifungsteilung zu acht doppelwertigen Elementen.

Wie in der Spermatogenese die Chromosomenkoppelung nicht allgemein durchgeführt wird, so ist es sehr wohl denkbar, daß sie auch in der Ovogenese gelegentlich unterbleibt. Eine Beobachtung von Petrunkewitsch dürfte damit ihre Erklärung finden. In einigen Eiern, die von eierlegenden Arbeiterinnen stammten, fand er in der ersten Richtungsspindel die doppelte Chromosomenzahl. Daß diese Eier gerade von Arbeiterinnen stammten — ob alle von derselben Arbeiterin herrührten, ist aus den Angaben von Petrunkewitsch nicht ersichtlich — erweckt die Vermutung, daß das Unterbleiben der Chromosomenkoppelung auf die rudimentäre Entwicklung des Ovars zurückzuführen ist.

Ich habe schon betont, daß ich selbst nie höhere Chromosomenzahlen als 32 feststellen konnte. Petrunkewitsch (1904) zählte indessen in den Blastodermspindeln 64 Chromosomen, und auch Meves (1907) gibt für somatische Zellen ähnliche Zahlen an. Nach allen Beobachtungen ist jedenfalls sicher, daß bei der Honigbiene die Chromosomenzahl sehr variabel ist — möglicherweise ist, wie gesagt, das Verhalten der Chromosomen auch bei den verschiedenen Rassen verschieden —, bei aller Variabilität aber ist die Chromosomenzahl doch insofern konstant, als sie immer acht oder ein Vielfaches dieser Zahl beträgt.

Auch bei andern Hymenopteren sind Chromosomenkoppelungen nicht selten.

Hier muß ich nun zunächst auf eine Untersuchung eingehen, deren Resultate in einer vorläufigen Mitteilung veröffentlicht wurden, als der spezielle Teil meiner Arbeit bereits abgeschlossen vorlag, die Untersuchungen von Armbruster (1913) »Über die Chromatinverhältnisse bei solitären Bienen und ihre Beziehung zur Frage der Geschlechtsbestimmung«. Um die Frage zu entscheiden, ob sich auch bei den solitären Bienen die Männchen aus unbefruchteten Eiern entwickeln, untersuchte Armbruster die Spermatocytenteilungen von *Osmia cornuta*, einer Mauerbiene. Während in vielen Punkten sich eine große Übereinstimmung zwischen *Apis* und *Osmia* feststellen ließ, soll ein wichtiger Unterschied in den Reifungsteilungen existieren, es soll die einzige durchgeführte Kernteilung keine Äquationsteilung, sondern eine Reduktions-

teilung sein. Die Spermatocytenteilungen bei den Hymenopteren sind an den verschiedensten Objekten und selbst an gleichen Objekten von den verschiedensten Seiten beobachtet worden, nach sämtlichen Beobachtungen verlaufen diese Teilungen bei allen Hymenopteren in einer ganz charakteristischen Weise. Und gerade die wichtigste Feststellung ist eben die, daß die Chromosomenreduktion unterbleibt und zwar deshalb unterbleibt, weil die männlichen Tiere nur die halbe Chromosomenzahl, nur das mütterliche Chromosomensortiment, besitzen. Sollte aber *Osmia* sich tatsächlich in dieser Hinsicht anders verhalten[1]), oder haben Meves und Duesberg, Mark and Copeland, Doncaster, Lams, Granata und ich selbst falsch beobachtet bzw. falsch interpretiert[2])? Nun, ein Vergleich der Spermatocytenteilungen bei *Osmia*, wie sie Armbruster beschreibt, mit denen bei *Apis*, wie ich sie im speziellen Teil dargestellt habe, zeigt, daß der Prozeß bei ersterer in prinzipiell ganz der gleichen Weise verläuft, daß aber Armbruster seinen Befunden eine unrichtige Deutung gegeben hat. An nebenstehendem Schema (Textfig. 6) möge dies erläutert werden.

In beiden Fällen weisen die Spermatogonienmitosen 16 Chromosomen auf, und während der ganzen Wachstumsperiode beobachtet man im Kern 16 stäbchenförmige Chromosomen (Textfig. 6 *A*). Bei *Apis* läßt gegen Ende der Wachstumsperiode jedes Chromosom einen Längsspalt erkennen (Textfig. 6 *B*), der bei *Osmia* nicht so deutlich zu sein scheint, da Armbruster ihn nicht auffinden konnte. Die 16 Stäbchen (Doppelstäbchen) verkürzen sich jetzt sehr stark, so daß wir schließlich 16 kugel-

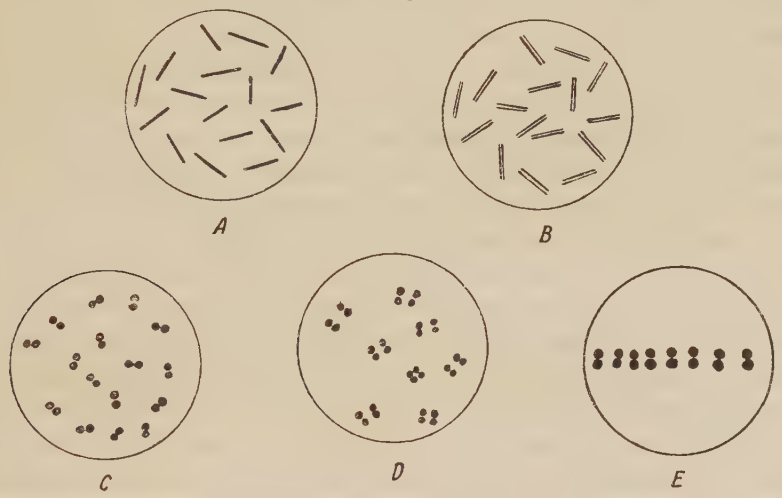
---

[1]) Armbruster möchte übrigens trotzdem aus seinen Befunden und auf Grund der biologischen Beobachtungen auf eine parthenogenetische Entstehung der Männchen schließen.

[2]) Armbruster meint: »Meves verwendet seine Figur in seinem Beweise für eine Äquationsteilung, was freilich nur schwer verständlich erscheint; Doncaster 1906 schließt aus seiner Figur auf eine Reduktionsteilung, wenn er 1907 glaubte seine Meinung ändern zu sollen, so sind die Gründe dafür nicht stichhaltig«. Nun habe ich ja bereits selbst im speziellen Teil darauf hingewiesen, daß die Chromosomenzahlen in den verschiedenen Abbildungen von Meves sehr verschieden sind, eine Reduktionsteilung beweisen sie indessen unter keinen Umständen, und es scheint Armbruster entgangen zu sein, daß Meves in einer Nachschrift zu seiner ausführlichen Arbeit noch mit besonderem Nachdruck Doncaster gegenüber erklärt, daß er 16 selbständige Chromosomen in den Tochterplatten zählte. Daß Doncaster ohne stichhaltige Gründe seine Angaben berichtigt, nur um sich mit Meves in Einklang zu setzen, das zu glauben dürfte doch wohl schwer fallen. Übrigens sprechen sich ja auch Mark and Copeland vollkommen klar über die Chromosomenzahl aus, und auch ihre Angaben harmonieren vollständig mit denen von Meves, Doncaster (1907) und den meinigen.

förmige Chromosomen bzw. Doppelchromosomen (16 Dyaden) erhalten (Textfig. 6 *C*). Die Dyadennatur der einzelnen Chromosomen scheint wieder bei *Osmia* morphologisch nicht so schön zum Ausdruck zu kommen wie bei *Apis*, immerhin gibt Armbruster an, daß »manchmal auch biskuitförmige Formen zu sehen sind«. Auf dieses Stadium folgt bei *Apis* die Abschnürung der kernlosen Cytoplasmaknospe, des ersten Richtungskörpers. Armbruster hält es nicht für wahrscheinlich, daß bei *Osmia* regelmäßig das gleiche stattfindet, die diesbezüglichen Angaben in seiner vorläufigen Mitteilung sind indessen zu dürftig, als daß man

Textfig. 6.



Schematische Darstellung des Verhaltens der Chromosomen während der Spermatocytenteilungen. *A* 16 Chromosomen, *B* Auftreten des Längsspaltes, *C* Verkürzung der Dyaden, *D* paarweise Verschmelzung der Dyaden zu 8 Doppeldyaden (*E*).

beurteilen könnte, inwieweit hier wirklich Unterschiede zwischen den beiden Formen bestehen.

An die Bildung des ersten Richtungskörpers schließt sich die zweite Reifungsteilung an und hier weichen nun unsre Ansichten über die Bedeutung der einzelnen chromatischen Elemente auseinander. Armbruster zählte in der Äquatorialplatte 16 Chromosomenkugeln, die eine »deutliche Anordnung zu Paaren« aufweisen[1]). Jede Kugel soll einem ganzen

[1]) Armbruster gibt an, daß anfangs »eine paarweise Gruppierung noch nicht zu konstatieren« ist und verweist auf seine Fig. 3. In Fig. 3 sind zwar die Chromosomenpaare noch nicht so schön in einer Ebene angeordnet wie in Fig. 4, daß aber die einzelnen Chromosomen nicht zu Paaren gruppiert sind, davon vermag diese eine Figur nicht zu überzeugen.

Chromosom, also einem Stäbchen, wie er es in Fig. 1 abbildet, entsprechen, und in der Anaphase sollen dann die Paare sich trennen und auf jede Spermatide acht Chromosomen kommen. Das wäre allerdings dann eine Reduktionsteilung. Aber die Verhältnisse bei der Honigbiene zeigen, daß die 16 Chromosomenkugeln bzw. 8 Chromosomenpaare eine andre Wertigkeit haben, als Armbruster annimmt. Die 16 in Textfig. 6 *C* abgebildeten Dyaden verschmelzen paarweise miteinander (Textfig. 6 *D*)[1]), so daß wir — morphologisch — acht Dyaden erhalten, die sich in der Äquatorialplatte anordnen (Textfig. 6 *E*), und deren Hälften in der Anaphase getrennt werden, so daß zwei Spermatiden resultieren mit je acht zweiwertigen Chromosomen. Die einzige in der Spermatogenese der Hymenopteren erfolgende Kernteilung ist also eine Äquations- und keine Reduktionsteilung. Vollkommen bewiesen wird das auch durch die Tatsache, daß bei der Honigbiene die Chromosomenkoppelung nicht immer erfolgt, so daß dann 16 einwertige Chromosomen auf jede Spermatide kommen und daß dort, wo sie erfolgt, häufig sich die Doppelwertigkeit der einzelnen Elemente auch morphologisch noch nachweisen läßt (vgl. den speziellen Teil).

Bei *Xylocopa*, einer Holzbiene, die Granata (1909) untersuchte, «il numero dei cromosomi degli spermatogoni — 16 — passa, non ridotto, negli spermatociti e negli spermatidi». Die einzige durchgeführte Kernteilung ist also eine Äquationsteilung, eine Bildung von Sammelchromosomen erfolgt anscheinend nicht.

Die Chromosomenzahlen in den Spermatocytenteilungen der Gattung *Vespa*, die von Mark and Copeland (1907) und Meves und Duesberg (1908) in verschiedenen Species untersucht wurde, konnten nicht genau ermittelt werden. Die Chromosomenzahl scheint etwas größer zu sein als bei der Honigbiene. Die Teilung ist eine Äquationsteilung.

Die Spermatocytenteilungen bei der Ameise studierte Lams (1908), und zwar bei *Camponotus*. Auch bei diesem Objekt ließ sich die Chromosomenzahl nicht genau feststellen. Die Abbildungen machen es wahrscheinlich, daß auch bei den Ameisen eine Chromosomenkoppelung vor der zweiten Spermatocytenteilung erfolgt. Armbruster sieht in den Bildern natürlich wieder einen Beweis für eine Reduktionsteilung.

Über die Spermatogenese der Blatt- und Gallwespen besitzen wir Untersuchungen von Doncaster (1906a, 1907a, 1909, 1910, 1911). Auch

[1]) Vgl. übrigens die Fig. 64 und 65 von Meves, die meiner Ansicht nach die paarweise Verschmelzung der Dyaden — die Paare gleichen echten Tetraden, haben aber eine andre Entstehung als diese — zeigen. Meves erwähnt diese Beobachtung im Text nicht.

bei diesen Hymenopteren verlaufen die Reifungsteilungen prinzipiell in der gleichen Weise wie bei den übrigen. Allerdings sind die Angaben Doncasters, speziell die, welche die Blattwespen betreffen, mit Vorsicht zu betrachten und bedürfen, wie er selbst zugibt, sehr der Nachprüfung. Indessen gerade die Chromosomenzahlen in den Spermatogonien- und Spermatocytenteilungen der Blattwespen hat er selbst nochmals nachgeprüft und schreibt darüber in seiner Correction (1909): "In the spermatogonia the number appears to be about sixteen, and that in spermatocyte mitoses about eight, but if eight is the true reduced number, the occurance of sixteen in the spermatogonial mitoses of larvae derived from parthenogenetic eggs is unexplained." Also auch hier wieder, wie es scheint, eine Chromosomenkoppelung, d. h. die gleichen Verhältnisse wie bei der Honigbiene.

Noch sei ein Fall von Chromosomenkoppelung in der Embryonalentwicklung eines Hymenopters erwähnt. Nach Schleip (1909) besteht die Eireifung bei *Rhodites rosae* in der Abschnürung zweier Richtungskörper, aber beide Reifungsteilungen sind Äquationsteilungen, sodaß die normale Chromosomenzahl 12 im reifen, immer unbefruchtet bleibenden Ei erhalten bleibt. Während in den Furchungskernen sich dieselbe Zahl findet, weisen die Äquatorialplatten der Blastodermspindeln nur noch sechs Chromosomen auf. Es ist also bei diesem Hymenopter gerade umgekehrt wie bei der Honigbiene, hier ein Zerfall der Chromosomen nach der Eireifung in geringerwertige Elemente, dort eine Bildung von Sammelchromosomen in der Embryonalentwicklung.

Auch bei zahlreichen andern Tieren sowie bei Pflanzen sind Chromosomenkoppelungen häufig beschrieben worden. Ich versage es mir, hier auf die vielen Fälle einzeln einzugehen und verweise auf die Zusammenstellungen von Häcker (1907) und Strasburger (1910). Erinnern möchte ich nur an die Sammelchromosomen von *Ascaris* und an einen jüngst von Seiler (1913) beschriebenen Fall von paarweiser Chromosomenbindung bei einem Schmetterling, *Phragmatobia*, der dadurch merkwürdig ist, daß die Bindung in der Anaphase der ersten Reifungsteilung des Eies erfolgt, bei Beginn der zweiten Reifungsteilung aber schon wieder aufgehoben wird.

Vom theoretischen Standpunkte aus ist es von Wichtigkeit, ob bei einer Vermehrung der Chromosomen die Erhöhung der Zahl durch Längsspaltung oder durch Querspaltung der einzelnen Elemente erreicht wird. »Längsspaltungen von Chromosomen liefern«, sagt Strasburger (1910), »übereinstimmende Produkte, die, zu einem Kern vereinigt, eine Verdoppelung bzw. noch stärkere Vervielfältigung seiner Erbeinheiten be-

dingen müssen.« »Im Gegensatz zu der aus Längsspaltung abgeleiteten Chromosomenvermehrung hat die auf Querteilung beruhende keine Vergrößerung der Kerne zur Folge. Der Chromosomensatz wird ja alsdann nicht vervielfältigt, die Summe der im Kern vertretenen Erbeinheiten bleibt die gleiche wie zuvor, es ist somit kein Grund für dessen Vergrößerung vorhanden.« STRASBURGER führt aus dem Pflanzenreich Fälle für Längs- und solche für Querteilung an. Auch im Tierreich dürfte Längs- und Querteilung vorkommen.

So ist vielleicht *Ascaris megalocephala bivalens* aus *univalens* durch eine Längsteilung der Chromosomen, verbunden mit einem Ausbleiben des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen entstanden. Der Zerfall der zwei bzw. vier Chromosomen in der Embryonalentwicklung in 24 bzw. 48 Chromosomen ist hingegen auf Querteilungen zurückzuführen. Es ist klar, daß man von einer Herabsetzung der Wertigkeit der Chromosomen nur bei einer Querteilung sprechen kann, denn zwei durch Längsteilung aus einem Mutterchromosom hervorgegangene Tochterchromosomen enthalten nach unsern theoretischen Vorstellungen jedes gleich viele und die gleichen Erbeinheiten, zwei durch Querteilung entstandene Tochterchromosomen aber enthalten verschiedene Erbeinheiten und zusammen so viele wie das Mutterchromosom. Es besitzt also ein Chromosom von *Ascaris megalocephala univalens* nicht etwa die doppelte Wertigkeit eines Chromosoms von *bivalens*, sondern beide sind gleichwertig. Da aber im ersten Furchungskern von *Ascaris megalocephala univalens* nur zwei Chromosomen vorhanden sind, von denen das eine vom Vater, das andre von der Mutter stammt, so müssen diese beiden entsprechende Erbeinheiten enthalten. Mithin besitzen aber auch die vier Chromosomen des ersten Furchungskernes von *bivalens* alle gleiche Erbeinheiten, die wieder nur insofern voneinander verschieden sind, als die eine Hälfte vom Vater, die andre von der Mutter stammt.

Ganz anders liegen jedoch die Verhältnisse, wenn man — einige Beobachtungen scheinen zugunsten dieser Ansicht zu sprechen — *Ascaris megalocephala bivalens* als die phylogenetisch ältere Form ansieht. Dann muß man sich *univalens* durch paarweise Verschmelzung zweier Chromosomen entstanden denken. Die Chromosomen dieser Rasse stellen dann zweiwertige, die von *bivalens* einwertige Elemente dar.

Wenn in einem künstlich zur Entwicklung gebrachten unbefruchteten Ei, wie z. B. bei *Mactra* (KOSTANECKI 1904), eine Wiederherstellung der normalen Chromosomenzahl erfolgt, so geschieht dies wohl regelmäßig durch eine Längsspaltung der Chromosomen. Ebenso dürfte die diploide Chromosomenzahl bei der männlichen Parthenogenese der *Oenothera*

(Goldschmidt 1912b) ein Resultat der Längsspaltung der Chromosomen sein.

In welche Kategorie gehört nun die Chromosomenvermehrung, wie wir sie bei den Hymenopteren finden? Armbruster sieht die acht in das Spermatozoon kommenden Chromosomen ebenso wie die acht des weiblichen Vorkernes als einwertig an und glaubt meine Ansicht, daß alle diese Chromosomen zweiwertig sind, widerlegt zu haben. Die Vermehrung der Chromosomen vor Beginn der Furchung läßt er im Anschluß an Petrunkewitsch durch Längsspaltung geschehen; auch eine eventuelle weitere Erhöhung der Chromosomenzahl in der Embryonalentwicklung soll auf die gleiche Weise erzielt werden. »Da die somatische Chromosomenzahl bei Weibchen und Männchen«, schreibt er, »wahrscheinlich 64 ist, muß Nachtsheim eine »spontane Vermehrung« prinzipiell, wenigstens für das Soma, annehmen oder er darf die 32 Chromosomen in der Furchungsspindel des befruchteten Eies nicht als einwertig bezeichnen«. Ich habe allerdings die Chromosomen der Furchungsspindeln, sowohl des befruchteten als auch des unbefruchteten Eies, als einwertig bezeichnet, aber ist damit denn gesagt, daß ein weiterer Zerfall durch Querteilung unmöglich ist? Das ist doch wohl nur ein Spiel mit Worten, denn was hindert uns, von halbwertigen Chromosomen zu sprechen? Wer der zweiten der oben über die Entstehung der beiden Rassen von *Ascaris* vorgetragenen Anschauungen huldigt, bezeichnet die Chromosomen von *Ascaris megalocephala bivalens* als ein-, die von *univalens* als zweiwertig, ist sich aber doch dabei sehr wohl bewußt, daß auch die »einwertigen« Chromosomen von bivalens in Wirklichkeit Sammelchromosomen darstellen, die im Laufe der Embryonalentwicklung in geringerwertige Elemente zerfallen!

Was aber den morphologischen Nachweis anbetrifft, daß es sich bei den Chromosomenvermehrungen tatsächlich um Längs- und nicht um Querspaltungen handelt, so sehe ich nicht, wie Armbruster diesen erbringen will. Bei der außerordentlichen Kleinheit der einzelnen Elemente und ihrer fast kugeligen Form ist das ein Ding der Unmöglichkeit, und so muß es wohl dem Geschmacke jedes einzelnen überlassen bleiben, wie er sich in der vorliegenden Frage verhalten will. Die Chromosomen der Furchungszellen möchte ich deshalb als geringerwertige Elemente ansehen als die der Geschlechtszellen, weil ich die höhere Chromosomenzahl für die primäre, d. h. für die phylogenetisch ältere halte. Beobachtungen im Tier- (z. B. die von Braun 1909 an Cyclopiden) und Pflanzenreich sprechen dafür, daß im Laufe der Phylogenie eher eine Verminderung als eine Erhöhung der Chromosomenzahl stattgefunden hat. Es ist viel-

leicht 64 die ursprüngliche »normale« Chromosomenzahl der Hymenopteren gewesen, die dann durch paarweisen Zusammenschluß der einzelnen Elemente auf 32 herabgesetzt wurde, und in den Geschlechtszellen wird diese Zahl durch weiteren Zusammenschluß der Elemente heute bereits nochmals um die Hälfte vermindert[1]).

Was die Bildung von Sammelchromosomen bezw. die Herabsetzung der Chromosomenzahl in der phylogenetischen Entwicklung für eine Bedeutung für den Organismus hat, läßt sich schwer beurteilen. Man könnte vielleicht daran denken, daß bei höher entwickelten Organismen eine exaktere Verteilung der Vererbungsträger notwendig ist als bei niederen, daß diese aber bei geringer Chromosomenzahl leichter sich bewerkstelligen läßt als bei hoher.

2. Parthenogenese und Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren.

Die biologischen und cytologischen Beobachtungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Hymenopteren führten zu dem Resultat, daß die Männchen aus unbefruchteten Eiern entstehen, und da bereits zahlreiche Vertreter aus allen Gruppen untersucht wurden, so ist wohl der Schluß berechtigt, daß die Dzierzonsche Lehre für alle Hymenopteren gilt. Auf Grund der cytologischen Befunde können wir die Art der Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren dann weiter in folgender Weise definieren:

Die Männchen der Hymenopteren entstehen aus unbefruchteten Eiern, die zwei Richtungskörper abgeschnürt und eine Reduktion ihrer Chromosomenzahl erfahren haben. Sie besitzen also nur ein Chromosomensortiment, das mütterliche, und infolgedessen muß in der Spermatogenese die Reduktionsteilung unterbleiben. Die Weibchen der Hymenopteren besitzen beide Chromosomensortimente, also die diploide Chromosomenzahl, in ihren somatischen Zellen, da sie aus befruchteten Eiern ihre Entstehung nehmen oder — bei den Blatt- und Gallwespen — zwar ebenfalls aus unbefruchteten Eiern, aber aus solchen, die in den Reifungsteilungen ihre Chromosomenzahl nicht reduziert haben; entweder findet in diesen Eiern überhaupt nur eine Reifungsteilung statt, oder beide Reifungsteilungen sind Äquationsteilungen. Der zweite Richtungs-

[1]) Nach der Ansicht Strasburgers (1909) wäre freilich damit noch nicht eine Bildung mehrwertiger Chromosomen bewiesen; er stellt sich vor, »daß die homologen Erbeinheiten zunächst in Mehrzahl in jedem Kern vertreten waren und daß übereinstimmend im Pflanzen- wie im Tierreich die phylogenetische Entwicklung dahin führte, jede Erbeinheit auf die Einzahl zu reduzieren«.

körper kann also — sofern die zweite Reifungsteilung eine Reduktionsteilung ist — an Stelle des Spermatozoons treten, d. h. der zweite Richtungskörper bringt in Verbindung mit dem Eikern dasselbe Geschlecht hervor wie der Eikern in Verbindung mit einem Spermakern: Eier mit doppeltem Chromosomensortiment — das ist das Resultat, welches sich zunächst aus den cytologischen Beobachtungen ableiten läßt — ergeben Weibchen, Eier mit einfachem Chromosomensortiment ergeben Männchen.

Ob auch bei den Ameisen aus unbefruchteten Eiern — aus Eiern von Arbeiterinnen — gelegentlich Weibchen entstehen können, ist eine Frage, die noch weiterer — sowohl biologischer wie auch besonders cytologischer — Untersuchung bedarf. Man könnte sich ja vorstellen, daß einmal in einem unbefruchteten Ameisenei — wie es bei Terebrantien und Entophagen in den »weiblichen« Eiern die Regel ist — die Reduktionsteilung aus irgendeinem Grunde unterbleibt; vom theoretischen Standpunkte aus müßte aus einem solchen Ei ein Weibchen entstehen. Aber die biologischen Beobachtungen Reichenbachs (1902) machen es für diesen Fall wenigstens sehr unwahrscheinlich, daß die Weibchen auf diese Weise aus unbefruchteten Eiern entstanden.

In einem königinlosen Nest von *Lasius niger*, das Reichenbach beobachtete, entwickelte sich nämlich aus den Eiern der Arbeiterinnen nicht etwa neben zahlreichen Männchen hin und wieder einmal eine Arbeiterin, sondern es entstanden anfangs ausschließlich Arbeiterinnen, und erst zu der Zeit, wo in normalen Kolonien in der Natur Männchen auftreten, erschienen auch hier Männchen aus den Eiern der Arbeiterinnen. Reichenbach schreibt darüber: »In der letzten Juliwoche, sozusagen auf den Tag, wo in den Gärten und den Straßen Frankfurts geflügelte Männchen und Weibchen von *Lasius niger* als Reste von Hochzeitsschwärmen ermüdet umherkriechen, gingen in meiner Kolonie etwa 1 Dutzend schöner, glänzender Männchen aus.« Dieselbe Beobachtung machte Reichenbach an der gleichen Kolonie in drei aufeinanderfolgenden Jahren. Daß aber die Eier zu bestimmten Jahreszeiten nur eine Reifungsteilung durchmachen, dann aber plötzlich — man müßte doch wohl annehmen unter dem Einflusse der Arbeiterinnen — eine Reduktionsteilung erfahren und infolgedessen Männchen liefern, läßt sich doch wohl kaum annehmen. Aber ist es überhaupt sicher, daß die Eier, aus denen sich die Arbeiterinnen entwickelten, unbefruchtet waren? Mir scheint, daß gerade das Auftreten der Männchen zu ganz bestimmter Jahreszeit — genau zu der Zeit, wie nochmals betont sei, wo auch in der freien Natur die Männchen erscheinen! — nicht anders erklärt werden kann als durch die Annahme, daß die Arbeiterinnen, von denen die Eier stammten, be-

gattet waren. Reichenbach macht denn auch selbst am Schlusse seiner Abhandlung darauf aufmerksam, daß er eine vorausgegangene Begattung der Arbeiterinnen durchaus nicht für ausgeschlossen hält.

Einige Beobachtungen fremder Autoren über die Entstehung von Arbeiterinnen aus Eiern von Ameisenarbeiterinnen hat Wheeler (1903) zusammengestellt. Wheeler ist zwar fest davon überzeugt, daß die betreffenden Eier alle unbefruchtet waren, aber Castle (1904) kritisiert doch wohl ganz mit Recht diesen Standpunkt. Reichenbach hat, wie gesagt, selbst darauf hingewiesen, daß die Arbeiterinneneier möglicherweise befruchtet waren, und die übrigen von Wheeler angeführten Beobachtungen sind ebensowenig dazu angetan, um in dieser Frage irgendwie als Beweis verwendet werden zu können[1]).

Die speziell zur Klärung dieser Frage mit den unbedingt notwendigen Vorsichtsmaßregeln angestellten Beobachtungen führten alle zu negativen Resultaten. Miss Fielde (1905) beobachtete nur aus Arbeiterinnen bestehende Kolonien von verschiedenen Ameisenspecies. Die Arbeiterinnen, die alle vom Tage ihres Ausschlüpfens an unter Kontrolle gehalten wurden — bei allen oben genannten Beobachtungen ist dies nicht geschehen —, legten zahlreiche Eier ab, alle entwickelten sich jedoch ausnahmslos zu Männchen. Auch die Nachkommenschaft einer unbefruchtet gebliebenen Ameisenkönigin bestand nur aus Männchen.

Noch umfangreichere Beobachtungen machte Janet (1909). Er schreibt darüber: «Vu l'importance d'une telle observation, j'ai essayé, mais en vain et non sans grande dépense de temps, de la répéter. Je l'ai fait, non pas dans un, mais dans trente nids artificiels. J'ai installé des colonies faibles et des colonies nombreuses; des colonies de vieux et des colonies de jeunes individus, et, enfin, des colonies incontestablement vierges, formées de cocons accompagnés de 10 à 15 jeunes ouvrières écloses sous mes yeux. J'ai varié les conditions d'alimentation et celles de chaleur. Toujours, invariablement, je n'ai obtenu que des mâles.»

Was mich aber ganz besonders veranlaßt, anzunehmen, daß die Arbeiterinnen Reichenbachs begattet gewesen sind, ist die Tatsache, daß es bei den Ameisen — bei der einen Art mehr, bei der andern Art weniger häufig — die verschiedensten Zwischenformen zwischen Arbeiterinnen und Weibchen gibt (s. z. B. Wasmann 1895), angefangen mit Individuen, die sich kaum von einer normalen Arbeiterin unterscheiden, bis hinauf zu Individuen, die, um einen Ausdruck Wasmanns zu gebrau-

[1]) Ob eine von Crawley (1911) gemachte Beobachtung als exakter Beweis für das Entstehen von Ameisenarbeiterinnen aus unbefruchteten Eiern von Arbeiterinnen dienen kann, kann ich leider nicht beurteilen, da mir die Abhandlung nicht vorlag.

chen, »echte Königinnen im Arbeitergewande« darstellen (»sekundäre Königinnen«). Die Arbeiterinnen Reichenbachs wurden leider auf den Bau ihrer Geschlechtsorgane hin nicht untersucht. Eine Untersuchung der Geschlechtsorgane ergatogyner Ameisen aber, die Miss Holliday (1904) ausführte, ergab, daß bisweilen — bei den einzelnen Arten verschieden häufig — die Geschlechtsorgane vollkommen normal entwickelt sind und "there is no physiological reason why those workers possessing the receptaculum should not have the power of performing the function of the sexual female"[1]).

Wasmann schreibt: »Die Möglichkeit der Befruchtung eines solchen ergatoiden Weibchens durch Männchen desselben Nestes, etwa auf der Nestoberfläche, zur Zeit des sonstigen Paarungsfluges . . ., halte ich jedoch nicht für ausgeschlossen, da es auch manchmal bei Arten, deren beide Geschlechter geflügelt sind, vorkommt und bei *Formicoxenus*, wo die Männchen ergatoid und flügellos sind, sogar die Regel zu sein scheint.«

Es wurde oben als Resultat der cytologischen Beobachtungen über die Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren angegeben: Eier mit doppeltem Chromosomensortiment ergeben Weibchen, Eier mit einfachem Chromosomensortiment ergeben Männchen. R. Hertwig (1912) hat diesen Typ der Geschlechtsbestimmung, der sich nach den Beobachtungen von von Erlanger und Lauterborn (1897) und Whitney (1909) in gleicher Weise bei den Rotatorien findet, vielleicht auch noch für andre Gruppen (Cladoceren, *Dinophilus?*) Geltung hat, als »Hymenopteren-Typus« bezeichnet, hat aber zugleich auch der Vermutung Ausdruck

[1]) Die Beobachtungen Hollidays haben, was nicht unerwähnt gelassen sei, vor kurzem durch Adam (1912) eine sehr scharfe Kritik erfahren. Er ist der Ansicht, daß Holliday »das Receptaculum seminis bei den Ameisen überhaupt nicht aufgefunden und in dem einen Falle, wo sie es wirklich wahrnahm, nicht als solches erkannt hat«. Ich will nicht zu entscheiden versuchen, inwieweit die Adamsche Kritik berechtigt ist, aber es scheint mir doch, daß Adam außer acht gelassen hat, daß Miss Holliday speziell ergatogyne Ameisen, d. h. soche, die sich schon äußerlich von normalen Arbeiterinnen unterschieden, untersucht hat. Wenn begattungsfähige Ameisenarbeiterinnen, d. h. Arbeiterinnen mit voll entwickelten Geschlechtsorganen vorkommen, so dürften sie ja gewiß außerordentlich selten sein. Daß aber das gelegentliche Vorkommen solcher Arbeiterinnen nicht im Bereiche der Unmöglichkeit oder auch nur Unwahrscheinlichkeit liegt, dürfte Adam selbst damit bewiesen haben, daß auch die von ihm untersuchten Ameisenarbeiterinnen »in der Entwicklung ihrer Samentaschenrudimente ein« — von mir gesperrt — »sehr inkonstantes Verhalten« zeigten. Doch wie dem auch sei, diese sowie die obigen Ausführungen zeigen wohl zur Genüge, daß wir von der exakten Beantwortung der Frage, ob bei den Ameisen aus unbefruchteten Eiern auch Weibchen entstehen können, noch sehr weit entfernt sind.

gegeben, der Hymenopterentypus sei vielleicht nur eine Modifikation des Heterochromosomentypus. Verfolgen wir diesen Gedanken etwas weiter!

Die Fortpflanzungsverhältnisse, wie wir sie bei der Honigbiene und überhaupt bei den Hymenopteren finden, sind sicherlich als sekundäre Zustände zu betrachten, d. h. die Parthenogenese dürfte aus der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung hervorgegangen sein. Es muß also eine Zeit gegeben haben, wo auch die Männchen der Hymenopteren aus befruchteten Eiern entstanden sind, und zu dieser Zeit müssen natürlich auch die Männchen das doppelte Chromosomensortiment besessen haben. Die weitere Folge ist, daß in der Spermatogenese dieses 'Ur'-Hymenopters eine Reduktionsteilung erfolgen mußte, und wenn, wie bei den meisten Insekten, die Männchen dieser Hymenopteren heterogamet waren, so mußten zwei Sorten von Spermatozoen, männchen- und weibchenbestimmende, entstehen. Die Annahme, daß die Männchen heterogamet waren, gewinnt sehr an Wahrscheinlichkeit durch die Tatsache, daß die Weibchen homogamet sind; denn alle Eier, die in normaler Weise die Reifungsteilungen durchgemacht haben, entwickeln sich unbefruchtet zu Männchen, ganz im Gegensatze z. B. zu den heterogameten Weibchen der Schmetterlinge (s. Seiler 1913), deren parthenogenetische Eier teils Männchen, teils Weibchen liefern sollen.

Es ist nun ziemlich gleichgültig, wie wir uns die beiden Sorten von Spermatozoen morphologisch different vorstellen. Nehmen wir einmal an, die Chromosomenverhältnisse seien ähnliche gewesen wie bei dem verbreitetsten Typ, dem Protenortyp, etwa wie bei dem so klaren Beispiel für diesen Typ, dem von Mulsow (1912) untersuchten Fischparasiten *Ancyracanthus*. Bei diesem besitzt das Weibchen 12 Chromosomen (10 Autosomen und 2 gleich große X-Elemente), das Männchen 11 Chromosomen (10 Autosomen und 1 ebenso großes X-Element). Alle Eier enthalten 5 + 1 Chromosomen, die Spermatozoen zur Hälfte 5 + 1, zur andern Hälfte 5 + 0 Chromosomen. Befruchtung eines Eies durch ein Spermatozoon mit 5 + 1 Chromosomen ergibt natürlich ein Weibchen, Ei + Spermatozoon mit 5 + 0 Chromosomen ein Männchen. Bei Vorhandensein von 2 X-Elementen entsteht also das weibliche, bei Vorhandensein von nur einem das männliche Geschlecht[1]).

[1]) Es soll hier nicht näher erörtert werden, wie man sich die Wirkung der X-Elemente im einzelnen denken kann und ob auch die Existenz einer Wechselwirkung zwischen X-Eementen und Autosomen anzunehmen ist. Die neue Erbformel, die Goldschmidt jüngst (1912 u. 1913) für die Geschlechtsvererbung aufgestellt hat, kann indessen, wie mir scheint, nicht ohne weitere Hilfshypothesen auf die Verhältnisse bei den Hymenopteren angewandt werden.

Übertragen wir diese Verhältnisse nun, unter Einsetzung der für die Honigbiene festgestellten Chromosomenzahl auf unser hypothetisches Hymenopter. Das Weibchen besäße — von der Bildung von Sammelchromosomen können wir hier absehen — 32 Chromosomen, bzw. 30 Autosomen und 2 X-Elemente, alle Eier erhalten 16 Chromosomen, bzw. 15 + 1. Das Männchen besäße dann ein X-Element weniger, also 30 + 1 = 31 Chromosomen. In der Spermatogenese würden Spermatozoen mit 15 + 1 = 16 und solche mit 15 + 0 = 15 Chromosomen gebildet. Wie bei *Ancyracanthus* würde beim Zusammentreffen von 2 X-Elementen ein Weibchen entstehen.

Was mußte aber geschehen, als die Eier zu irgendeinem Zeitpunkte die Fähigkeit erlangten, sich parthenogenetisch zu entwickeln? Hatten diese parthenogenetischen Eier, wie ehedem, zwei Reifungsteilungen durchlaufen und damit eine Reduktion ihrer Chromosomenzahl erfahren, so besaß der weibliche Vorkern und somit alle Zellen der sich entwickelnden Larve 16 Chromosomen, bzw. 15 Autosomen und ein X-Element. Das Vorhandensein nur eines X-Elementes ist aber, wie wir gesehen haben, für das männliche Geschlecht charakteristisch, es entsteht aus dem unbefruchteten Ei ein Männchen mit 15 + 1 Chromosomen. Wenn jetzt dieses Männchen seine Spermatozoen bildet, so kann eine Reduktionsteilung nicht durchgeführt werden, da das Männchen nur ein Chromosomensortiment besitzt. Und so sehen wir denn, daß in der Spermatogenese der Hymenopteren zwar gewissermaßen der Anlauf zu einer Reduktionsteilung genommen wird, aber die Durchführung erweist sich als ebenso unmöglich, wie man auf jüngeren Stadien vergeblich nach den synaptischen Phänomenen suchen wird, es kommt nur zur Abschnürung einer einfachen Cytoplasmaknospe. Die einzige durchgeführte Kernteilung, die zweite Spermatocytenteilung, ist eine Äquationsteilung, alle Spermatozoen enthalten jetzt 16 bzw. 15 + 1 Chromosomen, sind also weibchenbestimmend, aus dem heterogameten Männchen ist infolge der Parthenogenese ein homogametes geworden. Die männchenerzeugenden Spermatozoen sind eliminiert, alle befruchteten Eier liefern Weibchen.

Wie aber die Bedingungen zur Entstehung eines Weibchens durch die Vereinigung eines Spermakernes mit dem Eikern gegeben sind, so kann das gleiche — bei Blatt- und Gallwespen — durch eine Unterdrückung der Reduktionsteilung erreicht werden. Wie nach erfolgter Befruchtung enthält dann der erste Furchungskern 30 + 2 = 32 Chromosomen.

Noch auf einen Punkt muß ich hier etwas näher eingehen. Man hat wiederholt die Spermatogenese der Honigbiene mit der Spermato-

genese der Aphiden verglichen und gesagt, dort gehen ebenso wie hier die männchenerzeugenden Spermatozoen frühzeitig zu grunde, nur die weibchenerzeugenden Spermatiden ergeben befruchtungsfähige Samenfäden. M. E. ist dieser Vergleich und diese Folgerung vollkommen unberechtigt. Die Männchen der Aphiden entstehen aus unbefruchteten Eiern, die beide Chromosomensortimente, wenigstens die beiden Sortimente von Autosomen, beibehalten haben. Von den Eiern, die parthenogenetisch Weibchen liefern, unterscheiden sich diese Eier aber dadurch, daß sie ein X-Element weniger besitzen, d. h. das reife, ein Weibchen liefernde Ei besitzt sechs, das ein Männchen liefernde nur fünf Chromosomen. Wann und wie bei *Aphis* das eine X-Element der »männlichen« Eier eliminiert wird, wissen wir noch nicht, bei *Phylloxera* aber, wo die Verhältnisse ähnlich liegen, teilen sich nach Morgan (1912) in der einzigen Reifungsteilung alle Chromosomen außer einem, das ungeteilt in den Richtungskörper übergeht. Das aber ist eben der wichtige Unterschied zwischen Aphiden bzw. Phylloxeren und Hymenopteren, daß erstere im männlichen Geschlecht zwar ein Chromosom weniger als im weiblichen, aber nicht die reduzierte Chromosomenzahl, die Männchen der letzteren hingegen nur die haploide Chromosomenzahl besitzen! Bei den Aphiden und Phylloxeren kann und muß also in der Spermatogenese eine Reduktionsteilung erfolgen, bei den Hymenopteren ist sie unmöglich. Bei den Blattläusen liefert die erste Spermatocytenteilung ungleichwertige Elemente, männchen- und weibchenerzeugende Geschlechtszellen. Während die männchenerzeugenden Geschlechtszellen zugrunde gehen, macht jede weibchenerzeugende die zweite Spermatocytenteilung (Äquationsteilung) durch, so daß zwei weibchenerzeugende Spermatiden entstehen (von Baehr 1909). Bei den Hymenopteren fehlen die männchenerzeugenden Geschlechtszellen, es werden nur zwei weibchenerzeugende Spermatiden gebildet.

Man hat in der ungleichen Größe der beiden durch die zweite Spermatocytenteilung bei der Honigbiene gebildeten Spermatiden einen morphologischen Ausdruck für ihre Verschiedenwertigkeit sehen wollen und hat die kleineren, zugrundegehenden Spermatiden als die männchenbestimmenden bezeichnet. Diese Ansicht ist aber auch aus dem Grunde unhaltbar, weil bei den Wespen, Ameisen, Blatt- und Gallwespen durch die zweite Spermatocytenteilung gleich große Spermatiden entstehen, die beide sich in befruchtungsfähige Spermatozoen umwandeln. Wir hätten bei diesen Hymenopteren also dann zur Hälfte weibchenerzeugende, zur Hälfte männchenerzeugende Spermatozoen, während doch in Wirklichkeit die Männchen hier ebenso aus unbefruchteten Eiern ihre Ent-

stehung nehmen wie bei der Honigbiene. Mit der Geschlechtsbestimmung hat also die ungleiche Größe der Spermatiden und das Zugrundegehen der kleineren bei *Apis* nichts zu tun. Dieselben Verhältnisse wie bei *Apis* hat man bei *Osmia* und *Xyllocopa* gefunden; sie scheinen also auf die Familie der Apiden beschränkt zu sein. Vielleicht trifft Meves (1907) das Richtige, wenn er die Rückbildung der einen der beiden Spermatiden mit Zweckmäßigkeitsgründen zu erklären sucht. »Es hat den Zwecken der Art besser entsprochen, weniger Spermien zu bilden und diese besser auszurüsten.« Es darf in der Tat nicht übersehen werden, daß bei *Apis* z. B. nahezu der ganze Mitochondrienkörper in der größeren Spermatide bleibt, während er bei *Vespa* gleichmäßig auf die beiden gleich großen Spermatiden verteilt wird. Inwiefern das Plus von Mitochondrien für das *Apis*-Spermatozoon von besonderem Werte ist, ist eine Frage, an deren Beantwortung wir wohl heute noch nicht denken können.

Ob der von Doncaster (1909) in der Spermatogenese der Gallwespen beschriebene "extranuclear body of unknown nature" zur Geschlechtsbestimmung in irgendeiner Beziehung steht, insofern etwa die Spermatozoen, die diesen Körper besitzen, in Verbindung mit einem Ei einen Weibchenerzeuger, die andern einen Männchenerzeuger hervorbringen, bedarf einer genaueren Untersuchung. Vielleicht verliert diese Vermutung noch an Wahrscheinlichkeit durch eine Beobachtung von Armbruster (1913), der bei *Osmia*, wo es ja nur eine Sorte von Weibchen gibt, einen ähnlichen Körper gefunden zu haben glaubt. Nach Armbruster kommt der »rätselhafte, kernähnlich sich färbende Körper« bald in die größere, bald in die kleinere, zugrunde gehende Spermatide. Über die Herkunft dieses Körpers gibt Armbruster nichts an. Vielleicht sind diese Gebilde auch homolog den von Schäfer (1907) in der Spermatogenese von *Dytiscus* und von von Baehr (1909) in der Spermatogenese von *Aphis* beschriebenen »chromatischen Körpern«.

Schluß.

Zusammenfassung der Resultate.

Die wichtigsten Resultate der vorliegenden Untersuchungen seien im folgenden nochmals kurz zusammengestellt:

Die Untersuchungen ergaben zunächst einen vollkommenen Beweis für die Richtigkeit der von Dzierzon aufgestellten Theorie, daß die Drohnen aus unbefruchteten Eiern entstehen. Nicht nur die von drohnenbrütigen Königinnen oder Arbeiterinnen stammenden Drohnen entwickeln sich auf parthenogenetischem

Wege, sondern auch die »normalen«, d. h. die von einer normal begatteten und nicht drohnenbrütigen Königin stammenden; erstere unterscheiden sich von letzteren nicht, sind also ebenso begattungsfähig wie jene.

Beweise für das Unbefruchtetsein auch der »normalen« Drohneneier sind folgende:

In allen eben in Arbeiterinnenzellen abgelegten Eiern findet man meist mehrere Spermatozoen, in etwas älteren Eiern deutliche Spermastrahlungen und in ungefähr 4 Stunden alten Eiern die Kopulation des weiblichen Vorkernes mit einem männlichen. In Eiern aus Drohnenzellen findet man weder Spermatozoen, noch Spermastrahlungen, noch kopulierende Vorkerne.

In Eiern aus Drohnenzellen liegt die erste Furchungsspindel an einer andern Stelle als in den befruchteten Eiern. In diesen wandert der gereifte Eikern ins Eiinnere, wo er sehr bald auf einen männlichen Vorkern trifft; an der Stelle, wo die Kopulation der beiden Vorkerne erfolgt, also meist ganz in der Nähe des Richtungsplasmas, bildet sich auch die erste Furchungsspindel aus. In den unbefruchteten Eiern wandert der gereifte Eikern ebenfalls ins Eiinnere. Da er aber hier nicht von einem männlichen Vorkern aufgehalten wird, wandert er quer durch das ganze Ei bis zu dem dem Richtungsplasma gegenüberliegenden (konkaven) Eirande. Erst hier wandelt er sich in die erste Furchungsspindel um.

Die Furchungsspindeln der unbefruchteten Eier enthalten nur die haploide Chromosomenzahl (16), die der befruchteten natürlich die diploide (32). Infolgedessen muß in der Spermatogenese die Reduktionsteilung unterbleiben.

Die bisherigen Widersprüche in den Angaben über die Chromosomenzahlen bei der Honigbiene (Petrunkewitsch-Meves) sind darauf zurückzuführen, daß es Petrunkewitsch entgangen war, daß die Chromosomen der Reifungsteilungen Sammelchromosomen darstellen, die nach der Reifung in den befruchteten wie in den unbefruchteten Eiern wieder in Chromosomen von niedrigerer Wertigkeit zerfallen.

In die erste Richtungsspindel des Eies treten acht Tetraden ein, in der zweiten Richtungsspindel zählt man in der Äquatorialplatte acht Dyaden, auf den gereiften Eikern kommen acht Chromosomen, die aber zweiwertig sind und regelmäßig vor der Furchung in einwertige Elemente zerfallen. Die Furchungsspindeln der unbefruchteten Eier enthalten

daher 16, die der befruchteten 32 Chromosomen. Dieselben Chromosomenzahlen (16 bzw. 32) konstatiert man gewöhnlich in den Blastodermspindeln. Die normale Chromosomenzahl der Honigbiene ist demnach 32, die reduzierte also 16. Außerdem kommen aber noch mehr- bzw. geringerwertige Chromosomen vor, und zwar die Chromosomenzahlen 8, 32 (in unbefruchteten Eiern) und 64.

Mehrwertig sind die Chromosomen der weiblichen Geschlechtszellen, und zwar erfolgt die Chromosomenkoppelung in diesen bereits auf einem sehr frühen Stadium. In den Ovogonienteilungen finden wir 16 zweiwertige Chromosomen. Da in den männlichen Geschlechtszellen keine Sammelchromosomen gebildet werden, weisen die Spermatogonienteilungen ebenfalls 16 Chromosomen auf. Daß aber jedes Chromosom der Ovogonienmitosen tatsächlich die doppelte Wertigkeit eines Chromosoms der Spermatogonienmitosen besitzt, geht aus dem späteren Verhalten der beiden Chromosomen, speziell bei der Befruchtung, unzweideutig hervor: ein Spermakern mit 16 Chromosomen vereinigt sich mit einem Eikern mit acht Chromosomen, die allerdings dann zu Beginn der Furchung ebenfalls in 16 einwertige Elemente zerfallen. Übrigens zeigen auch die Chromosomen der männlichen Geschlechtszellen vielfach die Tendenz, im Laufe der Spermatocytenteilungen paarweise sich zu vereinigen. In der Anaphase der zweiten Spermatocytenteilung zählt man häufig nur acht Chromosomen in jeder Polplatte; bei den meisten zeigt jedoch eine genaue Untersuchung, daß sie aus je zwei Chromosomen zusammengesetzt sind. Anderseits kann in den weiblichen Geschlechtszellen die Chromosomenkoppelung gelegentlich unterbleiben, sodaß dann — allerdings scheinen diese Fälle sehr selten zu sein — die Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel 16 Tetraden enthält und 16 Chromosomen in den weiblichen Vorkern kommen.

In den somatischen Zellen kann eine weitere Erhöhung der Chromosomenzahl stattfinden, indem alle Chromosomen in geringerwertige Elemente zerfallen. Fassen wir die Befunde über die Chromosomenzahl zusammen: Bei der Honigbiene wechselt die Chromosomenzahl, aber sie beträgt immer acht oder ein Vielfaches dieser Zahl. 32 können wir als die »Normalzahl« betrachten.

Zur Zeit der Ablage des Bieneneies ist in dem Keimbläschen bereits die erste Richtungsspindel ausgebildet. Die Polplatten der ersten Richtungsspindel bestehen aus je acht nahezu gleichgroßen Dyaden.

In allen Eiern verlaufen die Reifungsteilungen in gleicher Weise: An die erste Reifungsteilung schließt sich unmittelbar die zweite an.

Während der zweiten Reifungsteilung teilt sich auch der erste Richtungskörper, so daß vier Chromatingruppen entstehen, die aus je acht ungefähr gleichgroßen Chromosomen zusammengesetzt sind. Die innerste Chromatingruppe bildet sich sehr bald zum weiblichen Vorkern um. Die beiden mittleren Chromatingruppen, zweiter Richtungskörper und centrale Hälfte des ersten, verschmelzen miteinander zu dem sogenannten »Richtungskopulationskern«, der jedoch niemals einen eigentlichen Kern ein Kernbläschen, darstellt. Die äußere Chromatingruppe, die periphere Hälfte des ersten Richtungskörpers, verschwindet in allen Eiern sehr bald.

Die in Arbeiterinnenzellen abgesetzten Eier sind gewöhnlich polysperm befruchtet. Man findet meist drei bis sieben Spermatozoen in einem Ei. Alle in das Ei eingedrungenen Spermatozoen wandeln sich unter Erzeugung einer Spermastrahlung in männliche Vorkerne um, von denen aber immer nur einer mit dem weiblichen Vorkern kopuliert. Die übrigen Spermakerne haben keine weitere Bedeutung mehr. Sie machen zwar den Versuch sich zu teilen, gehen dann aber sehr bald zugrunde.

Der »Richtungskopulationskern« bildet sich in allen Eiern zu einer Spindel um, die sich teilen und so zwei Tochterspindeln liefern kann. Häufig teilen sich diese Tochterspindeln noch weiter. Eine weitere Bedeutung kommt indessen auch diesen Derivaten der Richtungskörper nicht mehr zu, sie verfallen schließlich der Degeneration. Ihre letzten Spuren verschwinden im Blastodermstadium, und zwar in den unbefruchteten Eiern in gleicher Weise wie in den befruchteten.

Was die Kern- und Zellgröße in den befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern anbetrifft, so lassen sich die von Boveri aufgestellten Gesetze: »Die Kernoberfläche ist der Chromosomenzahl direkt proportional« und »die Größe der Larvenzellen ist eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmengen, und zwar ist das Zellvolumen der Chromosomenzahl direkt proportional« nicht ohne weiteres auf die Honigbiene anwenden. Kerne gleichen Entwicklungsstadiums zeigen zwar gewisse Unterschiede in der Größe im befruchteten und im unbefruchteten Ei, aber diese Unterschiede sind keine gesetzmäßigen. Wenn man indessen bedenkt, daß die Boverischen Gesetze auch für Echinodermen nur unter gleichen Bedingungen Geltung haben, und daß ein Insektenei bei seiner ungleichen Verteilung des Plasmas und seinem Reichtum an den verschiedensten

Nährsubstanzen ganz andre Verhältnisse darbietet als ein Seeigelei, so kann diese Feststellung nicht weiter verwunderlich erscheinen.

Während im Verlauf der Reifungsteilungen Centrosomen und Centriolen sowie eine Plasmastrahlung niemals zu beobachten sind, sind diese Gebilde während der Furchung und Blastodermbildung in befruchteten und unbefruchteten Eiern immer nachweisbar. Die Herkunft der Centriolen der ersten Furchungsspindel konnte zwar weder für die befruchteten noch für die unbefruchteten Eier ermittelt werden; da aber die Centriolen — und ebenso die Centrosomen — der ersten Furchungsspindel wie aller übrigen im Drohnenei sich in keiner Weise von denen der Furchungsspindeln im Arbeiterinnenei unterscheiden, so liegt die Vermutung nahe, daß auch die Centrosomen und Centriolen der befruchteten Eier nicht vom Spermatozoon stammen.

Nachschrift.

Während der Drucklegung der Arbeit erschien eine Abhandlung Granatas: «Ancora sulle divisioni degli spermatociti di *Xylocopa violacea* L.». Angeregt durch die Veröffentlichung Armbrusters hat Granata seine Beobachtungen aus dem Jahre 1909 nachgeprüft und ergänzt. Das Resultat zeigt wieder die Unhaltbarkeit der Ansichten Armbrusters: «L'unica divisione nucleare è equazionale e il numero dei cromosomi degli spermatogoni (16) passa non ridotto nello spermatide. Lo schema della maturazione delle cellule sessuali di *Xylocopa* può così ricondursi a quello dell' Ape, quale risulta dalle ricerche di Meves e di Nachtsheim.»

Da die meisten Chromosomen bei *Xylocopa* kurze Stäbchen darstellen, während sie bei *Osmia* und *Apis* fast alle kugelrund sind, so ist ersteres Objekt zur Entscheidung der Frage, ob eine Reduktions-, ob eine Äquationsteilung erfolgt, geeigneter als die beiden letzteren, zumal da eine Chromosomenkoppelung im Verlauf der Spermatocytenteilungen dort nicht die Regel zu sein scheint oder doch nur in beschränkterem Maße vorkommt als bei *Osmia* und *Apis*. Im übrigen sind die Einwände, die Granata gegen Armbruster erhebt, genau die gleichen, die ich ihm bereits oben gemacht habe.

Wie sehr die Chromosomenzahl bei der Honigbiene wechseln kann, möge noch eine Beobachtung illustrieren, die ich nach Abschluß der vorliegenden Untersuchungen gemacht habe. Alle bis dahin von mir untersuchten Ovogonienmitosen — es standen mir ungefähr ein Dutzend

Königinnen zur Verfügung — wiesen (s. Seite 212 u. Fig. 63) 16 Chromosomen auf; es war also hier die Chromosomenkoppelung bereits erfolgt. Bei der Fortsetzung meiner Untersuchungen über die Eibildung bei der Honigbiene[1]) aber fand ich ein Ovar, in dem die Ovogonienmitosen, welche in großer Zahl vorhanden waren, alle 32 Chromosomen enthielten. Ist die Chromosomenkoppelung nicht noch auf einem späteren Stadium erfolgt, so mußten die Reifungsspindeln ebenfalls die doppelte Chromosomenzahl besitzen, ein Fall, den ja Petrunkewitsch an einigen Eiern beobachtet hat.

Einen ähnlichen chromatischen Körper ("chromatoid body"), wie ihn Doncaster in der Spermatogenese der Gallwespen beschrieben hat und auch andre Autoren bei andern Objekten gefunden haben (s. Seite 227), beschreibt Wilson (1913) in der Spermatogenese von *Pentatoma*. Wilson hat das Schicksal dieses Körpers verfolgt und kommt zu dem Resultat, daß er an der Bildung des Spermatozoons keinen Anteil hat, sondern innerhalb einer Protoplasmamasse ausgestoßen wird. Ein ähnliches Verhalten dürfte auch dem "extranuclear body" in den Spermatocyten der Gallwespen zukommen, und damit ist die Vermutung Doncasters, daß er für die Geschlechtsbestimmung von Bedeutung sein könnte, hinfällig. Natur und Bedeutung des "chromatoid body", der bei Insekten und auch in andern Tiergruppen nicht selten zu sein scheint, und dessen Verhalten nach Wilson leicht Anlaß zur Verwechselung mit einem accessorischen Chromosom geben kann, vielleicht bereits gegeben hat, bleiben vorläufig problematisch.

Literaturverzeichnis.

Adam, A. 1912. Bau und Mechanismus des Receptaculum seminis bei den Bienen, Wespen und Ameisen. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXXV.

Armbruster, L. 1913. Über die Chromatinverhältnisse bei solitären Bienen und ihre Beziehung zur Frage der Geschlechtsbestimmung. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. XX.

Bachmetjew, P. 1903. Ein Versuch, die Frage über die Parthenogenese der Drohnen mittels der analytisch-statistischen Methode zu lösen. Allg. Zeitschr. Entom. Bd. VIII.

—— 1910. Analytisch-statistische Untersuchungen über die Anzahl der Flügelhaken bei Bienen und die daraus hervorgehenden Konsequenzen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIV.

[1]) Ganz ähnliche Verhältnisse, wie ich sie auf S. 211 f. für *Apis* kurz geschildert habe, finden sich nach Maziarski (1913) auch bei *Vespa*.

Baehr, W. B. v. 1909. Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Arch. f. Zellf. Bd. III.

Beard, J. 1902. The determination of sex in animal development. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XVI.

Berlepsch, A. v. 1852 ff. Zahlreiche Abhandlungen in der Eichstädter Bienenz. 8. Jahrg. u. ff.

Bessels, E. 1868. Die Landoissche Theorie widerlegt durch das Experiment. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII.

Blochmann, F. 1886. Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift Naturh. Mediz. Ver. Heidelberg.

—— 1889. Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb. Bd. XV.

Boveri, Th. 1887. Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-ber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. III.

—— 1905. Zellenstudien, Hft. V. Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen. Jena.

Braun, H. 1909. Die specifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Arch. f. Zellf. Bd. III.

Bresslau, E. 1905. Der Samenblasengang der Bienenkönigin (Studien über den Geschlechtsapparat und die Fortpflanzung der Bienen. I.). Zool. Anz. Bd. XXIX.

—— 1908a. Die Dickelschen Bienenexperimente. (Studien über usw. II.) Zool. Anz. Bd. XXXII.

—— 1908b. Über die Versuche zur Geschlechtsbestimmung der Honigbiene. Zu Dickels, v. Buttels und meinen Bienenexperimenten. Zool. Anzeig. Bd. XXXIII.

Buttel-Reepen, H. v. 1903. Aus dem Leben der Honigbiene. Allg. Zeitschr. Entom. Bd. VIII.

—— 1904. Über den gegenwärtigen Stand der Kenntnisse von den geschlechtsbestimmenden Ursachen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.), ein Beitrag zur Lehre von der geschlechtlichen Präformation. Verh. deutschen zool. Ges. 14. Vers.

—— 1905. Die Ursachen der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene und die analytisch-statistische Methode. Zeitschr. wiss. Insektenbiol. Bd. I. (1. Folge, Bd. X.)

—— 1908. Zur Fortpflanzungsgeschichte der Honigbiene. Zool. Anz. Bd. XXXIII.

Castle, W. E. 1903. The heredity of sex. Bull. Museum Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XL. Nr. 4.

—— 1904. Sex determination in Bees and Ants. Science, N. S. Vol. XIX.

Cook 1879. Parthenogenesis in the Honey Bee. Amer. Natural. Vol. XIII.

Crawley, W. C. 1911. Parthenogenesis in worker Ants, with special reference to two colonies of Lasius niger. Trans. Entom. Soc. London.

Cuénot, L. 1909. Les mâles d'abeilles proviennent-ils toujours d'œufs parthénogénétiques? Bull. scient. France Belgique. Tome XLIII. Sér. 7. Vol. 1.

Dickel, F. 1898. Das Prinzip der Geschlechtsbildung bei Tieren geschlechtlicher Fortpflanzung, entwickelt auf Grundlage meiner Bienenforschungen. Nördlingen.

Dickel, F. 1901. Meine Ansicht über die Freiburger Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern. Tatsachen entscheiden, nicht Ansichten. Anat. Anz. Bd. XIX.

—— 1902. Über Petrunkewitschs Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern. Über die Entwicklungsweise der Honigbiene. Zool. Anz. Bd. XXV.

—— 1903. Die Ursachen der geschlechtlichen Differenzierung im Bienenstaat. Arch. ges. Phys. Bd. XCV.

—— 1908. Zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung der Honigbiene. Zu E. Bresslaus Bienenexperimenten. Zool. Anz. Bd. XXXIII.

—— 1909. Weitere Beiträge zur Frage nach der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Fortsetzung der Beiträge zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei der Honigbiene. Zool. Anz. Bd. XXXIV.

—— 1910. Über das Geschlecht der Bienenlarven. Zool. Anz. Bd. XXXVI.

Dickel, O. 1904. Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVII.

Doncaster, L. 1906a. On the maturation of the unfertilized egg and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae (Sawflies). Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XLIX.

—— 1906b. Spermatogenesis of the Hive Bee (Apis mellifica). Anat. Anz. Bd. XXIX.

—— 1907a. Gametogenesis and fertilisation in Nematus ribesii. Quart. Journ. mic. Sc. Vol. LI.

—— 1907b. Spermatogenesis of the Honey Bee. Anat. Anz. Bd. XXXI.

—— 1909. Gametogenesis of the Sawfly Nematus ribesii. A correction. Nature. Vol. LXXXII. Science. Vol. XXXI.

—— 1910—11. Gametogenesis of the Gallfly, Neuroterus lenticularis (Spathegaster baccarum). Parts I and II. Proc. Roy. Soc. B. Vol. LXXXII and LXXXIII.

Dzierzon, J 1845ff. Zahlreiche Abhandlungen in der Eichstädter Bienenz. 1. Jahrgang u. ff.

—— 1848. Theorie und Praxis des neuen Bienenfreundes. Brieg.

Emery, C. 1910. Considerazioni intorno alla regola del Dzierzon sulla determinazione del sesso nelle Api e in altri Imenotteri. Rend. Sess. R. Accad. Sc. Bologna. Nuova Serie. Vol. XIV.

Erdmann, Rhoda. 1908. Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigelei. Arch. f. Zellf. Bd. II.

Erlanger, R. v. und Lauterborn, R. 1897. Über die ersten Entwicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei (Asplanchna priodonta). Zool. Anz. Bd. XX.

Fabre, J. H. 1890. Souvenirs entomologiques. Etudes sur l'instinct et les mœurs des Insectes (3. série). Paris.

Fielde, Adele M. 1905. Observations on the progeny of virgin Ants. Biol. Bull. Vol. IX.

Giglio-Tos, E. 1905. Della partenogenesi e della spermatogenesi nell' ape. Anat. Anz. Bd. XXVI.

Girard, M. 1878. Sur les pontes des abeilles. C. r. Acad. Sc. Tome LXXXVII.

Godlewski, E. 1913. Physiologie der Zeugung. In: Winterstein, H., Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. III. 2. Hälfte. Jena.

Goldschmidt, R. 1910. Kleine Beobachtungen und Ideen zur Zellenlehre. I. 1. Accessorisches Chromosom und Geschlechtsbestimmung. Arch. f. Zellf. Bd. VI.

—— 1911. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig.

—— 1912a. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. 1. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts. Zeitschr. ind. Abst. Vererbungsl. Bd. VII.

—— 1912b. Die Merogonie der Oenotherabastarde und die doppeltreziproken Bastarde von de Vries. Arch. f. Zellf. Bd. IX.

—— (Correns-Goldschmidt). 1913. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. Berlin.

Granata, L. 1909. Le divisioni degli spermatociti di Xylocopa violacea L. Biol. (Torino). Vol. II.

—— 1913. Ancora sulle divisioni degli spermatociti di »Xylocopa violacea L.« Monit. Zool. Ital. Anno XXIV.

Günthert, Th. 1910. Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXX.

Häcker, V. 1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. Fortschr. Zool. Bd. I.

—— 1912. Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig.

Henking, H. 1892. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LIV.

Hertwig, R. 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eignen Untersuchungen. Biol. Centralbl. Bd. XXXII.

Hewitt, C. G. 1906. The cytological aspect of parthenogenesis in Insects. Mem. Proc. Manchester lit. philos. Soc. Vol. L.

Holliday, Margaret. 1904. A study of some ergatogynic ants. Zool. Jahrb., Syst. Bd. XIX.

Janet, Ch. 1909. Sur la parthénogénèse arrhénotoque de la fourmi ouvrière. Mém. Soc. Acad. Oise.

Kern, P. 1912. Über die Fortpflanzung und Eibildung bei einigen Caraben. Zool. Anz. Bd. XL.

Kleine, G. 1867. Über das Gesetz der Entwicklung der Geschlechter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII.

Köhler, O. 1912. Über die Abhängigkeit der Kernplasmarelation von der Temperatur und vom Reifezustand der Eier. Experimentelle Untersuchungen an Strongylocentrotus lividus. Arch. f. Zellf. Bd. VIII.

Kostanecki, K. 1904. Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Arch. mikr. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. LXIV.

—— 1906. Über die Herkunft der Teilungscentren der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei. Arch. mikr. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. LXVIII.

Lams, H. 1908. Les divisions des spermatocytes chez la fourmi (Camponotus herculeanus L.). Arch. f. Zellf. Bd. I.

Landois, H. 1867. Über das Gesetz der Entwicklung der Geschlechter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII.

Lenhossék, M. v. 1903. Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena.

Leuckart, R. 1855. Bericht über Zergliederung einer unbefruchtet ein- und durchgewinterten Bienenkönigin. Eichstädter Bienenz. Jahrg. XI.

Leuckart, R. 1857. Sur l'arrénotokie et la parthénogénèse des abeilles et des autres Hymenoptères qui vivent en société. Bull. Acad. Sc. Belgique. 2. sér. Tome III.

—— 1858. Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Moleschotts Unters. Naturl. Menschen Tiere. Bd. IV.

Lillie, F. R. 1912. Studies of fertilization in Nereis. IV. The fertilization power of portions of spermatozoön. Journ. Exp. Zoöl. Vol. XII.

Lowe, J. 1867. Observations on Dzierzons theory of reproduction in the Honey Bee. Trans. Entom. Soc. London. Vol. V.

Marchal, P. 1904. Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. Arch. Zool. exp. gén. 4. sér. Tome II.

Marcus, H. 1906. Über die Wirkung der Temperatur auf die Furchung bei Seeigeleiern. Arch. Entwicklungsmech. Bd. XXII.

Mark, E. L. and Copeland, M. 1906. Some stages in the spermatogenesis of the Honey Bee. Proc. Amer. Acad. Arts Sc. Vol. XLII.

—— 1907. Maturation stages in the spermatogenesis of Vespa maculata L. Proc. Amer. Acad. Arts Sc. Vol. XLIII.

Maziarski, St. 1913. Sur la persistance de résidus fusoriaux pendant les nombreuses générations cellulaires au cours de l'ovogenèse de Vespa vulgaris L. Arch. f. Zellf. Bd. X.

Meves, Fr. 1904. Über »Richtungskörperbildung« im Hoden von Hymenopteren. Anat. Anz. Bd. XXIV.

—— 1907. Die Spermatocytenteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.). nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. mikr. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. LXX.

Meves, Fr. und Duesberg, J. 1908. Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro L.). Arch. mikr. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. LXXI.

Montgomery, jun., Th. H. 1908. On the maturation mitoses and fertilization of the egg of Theridium. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXV.

Morgan, Th. H. 1912. The elimination of the sex chromosomes from the male-producing eggs of Phylloxerans. Journ. Exp. Zool. Vol. XII.

Mulsow, K. 1912. Der Chromosomencyclus bei Ancyracanthus cystidicola Rud. Arch. f. Zellf. Bd. IX.

Nachtsheim, H. 1912. Parthenogenese, Eireifung und Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München.

Paulcke, W. 1899. Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen (Apis mellifica ♂). Anat. Anz. Bd. XVI.

—— 1900. Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XIV.

Perez, J. 1878a. Observations sur la parthénogénèse de l'abeille reine, infirmant la théorie de Dzierzon. Act. Soc. Linn. Bordeaux. Tome XXXII.

—— 1878b. Mémoire sur la ponte de l'abeille reine et la théorie de Dzierzon. Ann. Sc. nat. 6. sér. Zool. Tome VII.

—— 1879. Réflexion sur les observations de M. Matter, de Payerne (Suisse), à propos de la théorie de Dzierzon. Act. Soc. Linn. Bordeaux. Vol. XXXIII.

Petrunkewitsch, A. 1901. Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XIV.

Petrunkewitsch, A. 1903. Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XVII.

Pflüger, E. 1882. Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Arch. ges. Phys. Bd. XXIX.

—— 1903. Über die jungfräuliche Zeugung der Bienen. Arch. ges. Phys. Bd. XCIX.

Phillips, E. F. 1903. A review of parthenogenesis. Proc. Amer. phil. Soc. Vol. XLII.

Rath, O. vom. 1894. Über abnorme Zustände im Bienenstock. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. VIII.

Reichenbach, H. 1902. Über Parthenogenese bei Ameisen und andre Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. Biol. Centralbl. Bd. XXII.

Rückert, J. 1891a. Über die Befruchtung bei Elasmobranchiern. Verh. Anat. Ges., 5. Vers.

—— 1891b. Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anz. Bd. VI.

—— 1910. Über Polyspermie. Anat. Anz. Bd. XXXVII.

Saling, Th. 1907. Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von Tenebrio molitor L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI.

Sanson, A. 1868. Sur les conditions déterminantes des sexes chez les abeilles. C. r. Acad. Sc. Tome LXVI.

—— 1878. Note sur la parthénogenèse chez les abeilles. Ann. Sc. nat. 6. sér. Zool. Tome VII.

Sanson, A. et Bastian, F. 1868. Expériences sur la transposition des œufs d'abeille, au point de vue des conditions déterminantes des sexes. C. r. Acad. Sc. Tome LXVII.

Schäfer, F. 1907. Spermatogenese von Dytiscus. Ein Beitrag zur Frage der Chromatinreduktion. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXIII.

Schleip, W. 1908. Die Richtungskörperbildung im Ei von Formica sanguinea. Zool. Jahrb. Anat. Bd. XXVI.

—— 1909. Die Reifung des Eies von Rhodites rosae L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung. Zool. Anz. Bd. XXXV.

—— 1912. Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Erg. Fortschr. Zool. Bd. III.

Schultze, O. 1904. Zur Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch. mikr. Anat. Entwicklungsgesch. Bd. LXIII.

Seiler, J. 1913. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren Zool. Anz. Bd. XLI.

Shearer, C. 1912. The problem of sex determination in Dinophilus gyrociliatus Part. I. The sexual cycle. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. LVII.

Siebold, C. Th. E. v. 1854. Zergliederung einer vom Begattungsausfluge heimgekehrten Bienenkönigin. Eichstädter Bienenz. 10. Jahrg.

—— 1856. Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Ein Beitrag zur Fortpflanzungsgeschichte der Tiere. Leipzig.

—— 1867. Zusatz zu Landois' Mitteilung »Über das Gesetz der Entwicklung der Geschlechter bei den Insekten.« Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII.

—— 1870. Über die Parthenogenesis der Polistes gallica. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XX.

—— 1871. Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. Leipzig.

Silvestri, F. 1906 e 08. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I. Biologia del Litomastix truncatellus (Dalm.). II. Sviluppo dell'Ageniaspis fuscicollis (Dalm.). III. Sviluppo dell'Encyrtus aphidivorus Mayr. IV. Sviluppo dell'Oophthora semblidis Aur. Boll. Scuola sup. Agric. Portici. Vol. I e III.

Strasburger, E. 1909. Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beitr. Hft. 7.

—— 1910. Chromosomenzahl. Flora. Bd. C.

Taschenberg, O. 1892. Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis. Abhandl. Naturf. Ges. Halle. Bd. XVII.

Wasmann, E. 1895. Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. Biol. Centralbl. Bd. XV.

Weismann, A. 1900. Über die Parthenogenese der Bienen. Anat. Anz. Bd. XVIII.

—— 1901. Bemerkung zu dem Aufsatz des Herrn Dickel »Meine Ansicht über die Freiburger Untersuchungsergebnisse von Bieneneiern.« Anat. Anz. Bd. XIX.

Wheeler, W. M. 1903. The origin of female and worker Ants from the egg of parthenogenetic workers. Science, N. S. Vol. XVIII.

—— 1904. Dr. Castle and the Dzierzon theory. Science, N. S. Vol. XIX.

Whitney, D. D. 1909. Observations on the maturation stages of the parthenogenetic and sexual eggs of Hydatina senta. Journ. Exp. Zoöl. Vol. VI.

Wilson, E. B. 1913. A chromatoid body simulating an accessory chromosome in Pentatoma. Biol. Bull. Vol. XXIV.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates bei Projektion auf Objekttischhöhe und bei 160 mm Tubuslänge entworfen.

Tafel VII.

Alle Figuren der Taf. VII wurden mit Zeiss' Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsocular 12 gezeichnet.

Fig. 1. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Die erste Richtungsspindel (Anaphase) noch innerhalb der Kernmembran und fast parallel zur Oberfläche des Eies.

Fig. 2. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Die erste Richtungsspindel ungefähr senkrecht zur Oberfläche des Eies.

Fig. 3. Ei aus Drohnenzelle. Erste Richtungsspindel. — Die Spindel beginnt sich in die Länge zu ziehen, die Kernmembran ist zerrissen.

Fig. 4. Ei aus Drohnenzelle. Erste Richtungsspindel. — Die Spindel hat sich bereits stark in die Länge gezogen und dabei ein wenig spiralig gedreht, Überreste der Kernmembran sind an der inneren Polplatte noch sichtbar.

Fig. 5. Ei aus Drohnenzelle. Zerreißen der ersten und Anlage der zweiten Richtungsspindel. — Aus zwei Schnitten kombiniert.

Fig. 6. Ei aus Drohnenzelle. Zweite Richtungsspindel und Spindel des ersten Richtungskörpers, Metaphase.

Fig. 7. Ei aus Weiselzelle. Zweite Richtungsspindel und Spindel des ersten Richtungskörpers, Anaphase. — Aus zwei Schnitten kombiniert.

Fig. 8. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Zweite Richtungsspindel und Spindel des ersten Richtungskörpers. In beiden Spindeln haben sich die Tochterchromosomen bereits stark zusammengeballt. — Aus zwei Schnitten kombiniert.

Fig. 9. Ei aus Drohnenzelle. Zweite Richtungsspindel und Spindel des ersten Richtungskörpers. Zerreißen der Spindel des Richtungskörpers, die Chromosomen sind hier noch nicht so stark zusammengeballt wie in der vorigen Figur. — Aus drei Schnitten kombiniert.

Fig. 10. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Durch Zerreißen der zweiten Richtungsspindel entstehen vier Chromatingruppen. — Aus drei Schnitten kombiniert.

Fig. 11. Ei aus Drohnenzelle. Die innerste Chromatingruppe hat sich zum weiblichen Pronucleus umgebildet, der ins Eiinnere zu wandern beginnt. Die beiden mittleren Chromatingruppen, zweiter Richtungskörper und centrale Hälfte des ersten, rücken aufeinander zu. Die äußere Chromatingruppe, die periphere Hälfte des ersten Richtungskörpers, beginnt zu degenerieren. — Aus drei Schnitten kombiniert.

Fig. 12. Ei aus Arbeiterinnenzelle, das gleich nach der Ablage fixiert wurde. Das Spermatozoon ist noch kaum verändert. — Aus zwei Schnitten kombiniert.

Fig. 13. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Der Kopf des Spermatozoons beginnt aufzuquellen und zeigt eine spiralige Drehung. — Aus zwei Schnitten kombiniert.

Fig. 14. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Das Chromatin des Kopfes ist weiter aufgequollen und sammelt sich an den beiden Enden des Kopfes. Es beginnt sich eine Plasmastrahlung auszubilden. — Aus zwei Schnitten kombiniert.

Tafel VIII.

Alle Figuren der Taf. VIII außer den Fig. 17, 19 und 20 wurden mit Zeiss' Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsocular 12 gezeichnet. Die Fig. 17, 19 und 20 wurden mit Zeiss' Achromat-Objektiv C und Ocular 3 gezeichnet.

Fig. 15. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Das Chromatin hat sich an den beiden Enden des Kopfes angesammelt, eine Verbindung bleibt indessen erhalten. Die Plasmastrahlung wird kräftiger.

Fig. 16. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Das Chromatin hat sich zu einem Klumpen zusammengeballt, der Schwanzfaden wird resorbiert. Die Strahlung hat den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht.

Fig. 17. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Dasselbe Stadium wie das in der vorigen Figur wiedergegebene bei schwächerer Vergrößerung. Es sind zwei Spermastrahlungen getroffen.

Fig. 18. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Kopulation der Pronuclei.

Fig. 19. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Dasselbe Stadium wie das in der vorigen Figur wiedergegebene bei schwächerer Vergrößerung. Die Figur zeigt, wo die Kopulation der Pronuclei stattfindet, es ist zugleich die Stelle, wo sich die erste Furchungsspindel ausbildet. Links sieht man das Richtungsplasma mit dem »Richtungskopulationskern«.

Fig. 20. Ei aus Drohnenzelle. Der gereifte Eikern ist quer durch das Ei gewandert und liegt nun nahezu am Rande auf der konkaven Seite des Eies, wo er sich in die erste Furchungsspindel umwandelt. Eine Plasmastrahlung ist nicht vorhanden. Rechts sieht man das Richtungsplasma.

Fig. 21. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Zweiter Richtungskörper und centrale Hälfte des ersten Richtungskörpers kurz vor der Verschmelzung. Die periphere Hälfte des ersten Richtungskörpers degeneriert.

Fig. 22. Ei aus Drohnenzelle. Der »Richtungskopulationskern« und die degenerierende periphere Hälfte der ersten Richtungskörpers.

Fig. 23. Ei aus Drohnenzelle. Der »Richtungskopulationskern« bildet sich zur Spindel um.

Fig. 24. Ei aus Drohnenzelle. Spindel des »Richtungskopulationskernes«, Anaphase. Die Chromosomen sind unregelmäßig über die Spindel verstreut, ihre Zahl beträgt ungefähr 32.

Fig. 25. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Spermakern in Teilung.

Fig. 26—32. Teilung eines Furchungskernes im unbefruchteten Ei.

Fig. 26. Ei aus Drohnenzelle. Furchungskern kurz vor der Teilung mit großen Centrosomen und Centriolen.

Fig. 27. Ei aus Drohnenzelle. Anlage der Spindel innerhalb der Kernmembran.

Fig. 28. Ei aus Drohnenzelle. Das Spirem ist bereits vollständig in den Bereich der Spindel gezogen, das Chromatin hat sich verdichtet.

Fig. 29. Ei aus Drohnenzelle. Furchungsspindel, Äquatorialplatte mit etwa 16 Chromosomen.

Fig. 30 *a* u. *b*. Ei aus Drohnenzelle. Polplatten einer Furchungsspindel mit je 16 Chromosomen.

Tafel IX.

Alle Figuren der Taf. IX wurden mit Zeiss' Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsocular 12 gezeichnet.

Fig. 31. Ei aus Drohnenzelle. Furchungsspindel, Telophase.

Fig. 32. Ei aus Drohnenzelle. Furchungskerne kurz nach der Teilung.

Fig. 33—39. Teilung eines Furchungskernes im befruchteten Ei.

Fig. 33. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Furchungskern kurz vor der Teilung mit großen Centrosomen und Centriolen.

Fig. 34. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Furchungsspindel, Äquatorialplatte mit etwa 32 Chromosomen.

Fig. 35. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Furchungsspindel, Bildung der Polplatten.

Fig. 36 *a* u. *b*. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Polplatten einer Furchungsspindel mit je 32 Chromosomen.

Fig. 37. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Furchungsspindel, Telophase.

Fig. 38. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Furchungskerne kurz nach der Teilung.

Fig. 39. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Furchungskerne kurz nach der Teilung, die Kerne aber bereits größer als die der vorigen Figur.

Fig. 40—43. Teilung eines auf der Wanderung an die Peripherie begriffenen Furchungskernes im unbefruchteten Ei.

Fig. 44. Ei aus Drohnenzelle. Dotterkern.

Fig. 45. Ei aus Arbeiterinnenzelle. Spindel des »Richtungskopulationskernes«, Anaphase. Die Chromosomen sind ungleich auf die beiden Polplatten verteilt und teilweise verklumpt. — Aus zwei Schnitten kombiniert.

Fig. 46. Ei aus Drohnenzelle. Die erste Spindel des »Richtungscopulationskernes« ist zerrissen und es liegen jetzt zwei Tochterspindeln im Richtungsplasma. — Aus drei Schnitten kombiniert.

Fig. 47. Ei aus Drohnenzelle. Tochterspindeln des »Richtungskopulationskernes«, Anaphase. — Aus zwei Schnitten kombiniert.

Fig. 48. Ei aus Drohnenzelle. Blastoderm, darunter das Richtungsplasma mit den letzten Resten der Richtungskörperderivate.

Tafel X.

Die Fig. 49—60 und 63 wurden mit Zeiss' Apochromat-Immersion 2 mm und Kompensationsocular 12, die Fig. 61, 62, 64 und 65 mit derselben Immersion und Kompensationsocular 6 gezeichnet.

Fig. 49—54. Teilung einer Blastodermzelle im unbefruchteten Ei.

Fig. 55. Blastodermspindel (Metaphase) aus einem befruchteten Ei.

Fig. 56—60. Die Spermatocytenteilungen im Hoden einer noch vollkommen weißen Drohnenlarve. — Nach Ausstrichpräparaten.

Fig. 56. Spermatocyte erster Ordnung kurz vor der ersten Reifungsteilung. Im Kern sind die Chromosomen in Form von 16 Dyaden sichtbar.

Fig. 57. Die erste Spermatocytenteilung. Es wird eine einfache Cytoplasmaknospe abgeschnürt, die Kernmembran wird nicht aufgelöst.

Fig. 58. Die zweite Spermatocytenteilung. Bildung der Tochterchromosomen

Fig. 59 u. 60. Zweite Spermatocytenteilung, späte Anaphase.

Fig. 61—65. Ovogonienteilungen und Differenzierung der Keimzellen im Ovar einer Königin. — Längsschnitte durch eine Eiröhre.

Fig. 61. Undifferenzierte Keimzellen.

Fig. 62. Zellkoppeln.

Fig. 63. Ovogonienteilung. In der Spindel etwa 16 Chromosomen.

Fig. 64. Differenzierung der Keimzellen.

Fig. 65. Bildung der Nährkammern.

LEBENSLAUF.

Ich, Friedrich Joseph Hans Nachtsheim, Sohn des Oberlandesgerichtsrates Friedrich Nachtsheim in Köln am Rhein, wurde geboren am 13. Juni 1890 in Koblenz am Rhein. Nach dreijährigem Besuch der Vorschule der Oberrealschule zu Köln absolvierte ich das Königliche Friedrich-Wilhelms-Gymnasium zu Köln. Ostern 1909 bestand ich dort die Reifeprüfung. Zu Beginn des Sommersemesters 1909 bezog ich die Königliche Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, um mich hier zwei Semester dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Ostern 1910 siedelte ich an die Ludwig-Maximilians-Universität München über, wo ich drei Jahre Naturwissenschaften und Medizin studierte.

Meine akademischen Lehrer waren in Bonn die Professoren Anschütz, Benecke, Koernicke, Küster, Ludwig, Strasburger, Strubell, Voigt und Wilckens; in München die Professoren Birkner, Broili, Doflein, Frank, v. Goebel, Goldschmidt, v. Hertwig, Maas, Mollier, Pauly, Rothpletz, Rückert, Stromer v. Reichenbach; sowie die Privatdozenten Buchner, v. Frisch, Renner. Ihnen allen schulde ich Dank.

Die Dissertation wurde am 13. Februar 1913 eingereicht. Am 3. März 1913 fand die mündliche Prüfung statt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.